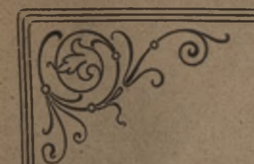


Dr. H. G. BRONN'S
Klassen und Ordnungen
des
TIER-REICHS,
wissenschaftlich dargestellt
in Wort und Bild.

Dritter Band.
Mollusca (Weichtiere).

Neu bearbeitet von

Dr. H. Simroth,
Professor in Leipzig.

Mit auf Stein gezeichneten Abbildungen.

122., 123., 124. u. 125. Lieferung.

Leipzig.
C. F. Winter'sche Verlagshandlung.
1912.



Untersuchung den schwarzen Farbstoff der Limnaeen als Melain vom verbreiteten Melanin unterscheiden. Hier stehen wir wohl erst am Anfang der Erkenntnis.

Schließlich gehört in diese Reihe noch die Tatsache, daß eine Schnecke aufgenommene Lösungen mit dem Schleim durch die ganze Haut auszuscheiden vermag, wie Nalepa und Cuénot beobachteten. Eine *Limnaea*, die man in gefärbtes Wasser bringt, das sie mit den geweideten Algen in den Darm aufnimmt, scheidet nachher eine Zeitlang entsprechend gefärbten Schleim ab.

VI. Atmung und Kreislauf.

Der Gesamtüberblick über die Respiration und die Respirationswerkzeuge der Pulmonaten ergibt ein wesentlich anderes Bild als das mit dem Namen der Ordnung verknüpfte. Auf der einen Seite erscheint die Lunge als eine Einstülpung, die ontogenetisch selbst der Bildung der Mantelhöhle vorhergeht, auf der anderen wird behauptet, daß den ursprünglichsten Formen, in dem Sinne, wie ich sie nehmen zu sollen glaube, den Vaginuliden nämlich, ein lokalisiertes Atemwerkzeug überhaupt fehle. Dazu kommen die Ancyliden, die gleichfalls der Lungenhöhle entbehren. Bei ihnen findet sich wenigstens ein Rest besonderer Lokalisation im Zusammenhang mit einem Osphradium. Er schlägt wiederum die Brücke zu sekundären Kiemenbildungen. Sie knüpfen in mancherlei Weise an die Umlagerung des Pneumostoms an, von dem sie selbst in die Atemhöhle hinein sich erstrecken können. Nur in dem Punkte scheint unter den Autoren Einigkeit zu herrschen, daß diese verschiedenen Kiemen mit einem altererbten Ctenidium nichts zu tun haben, sondern als adaptive Erwerbungen zu betrachten sind. Solche adaptive Kiemenbildungen treten aber auch an anderen Stellen auf, und zwar immer, wie es scheint, im Gebiete des Mantels, bald über die ganze Fläche zerstreut, wie bei den Oncidien, bald auf seinen Rand beschränkt, bei Basommatophoren. Wie weit das gesamte nackte Integument sich an der Respiration beteiligt, läßt sich noch schwer beurteilen; hier und da scheinen verbreiterte Tentakel durch ihre Vascularisierung dazu vorwiegend disponiert. Nimmt man noch dazu die Unsicherheit, inwieweit die Lungenhöhle der Pulmonaten der Kiemenhöhle der Prosobranchien homolog zu setzen sei, so ergibt sich ein buntes Bild, dessen einzelne Elemente zerstreut genug sind.

Es versteht sich von selbst, daß die Beurteilung des Kreislaufs, namentlich der Entstehung des Zentralorganes, von der verschiedenen Auffassung der Atemwerkzeuge beeinflußt werden muß. Doch scheinen die praktischen Folgen für die Darstellung nur gering. Es kommen höchstens lokale Verschiebungen des Herzens in Frage, die mit solchen der Lunge parallel gehen.

Historisch haben sich die Verschiedenheiten der Respirationsorgane in mancherlei Richtung bemerklich gemacht. Zunächst waren sie es hauptsächlich, welche die Abgrenzung der Ordnung namentlich den Opisthobranchien gegenüber erschwerten, denen bald halophile Basommatophoren, bald die Oncidiiden zugerechnet wurden. Dann kam der heftige Streit, der durch v. Ihering entfacht wurde, als er die Branchiopneusten von den Nephropneusten scheiden wollte, in der Meinung, die Atemhöhle der Basommatophoren entspräche der Kiemenhöhle der Prosobranchien, die der Stylommatophoren sei aus einer Erweiterung des Harnleiters hervorgegangen (s. o.). Diese Streitfragen können wohl jetzt als erledigt gelten. In der dritten, die auf Plate zugückgeht und die Janelliden als Tracheopulmonaten allen übrigen als Vasopulmonaten gegenüberstellen will, habe ich wohl bisher allein mich in ablehnendem Sinne aussprechen zu sollen geglaubt.

a. Die Atmungsorgane.

Man kann die Respirationsorgane schlechthin in die der einen Mantelseite, also der typischen Atemhöhle, in die des gesamten Mandelrandes, in die der Mantelfläche und in die vom Mantel unabhängigen zerlegen. Das ergäbe vier Kategorien, wenn man nicht etwa die hypothetische Enddarmatmung vereinzelter Vaginuliden als eine fünfte dazu nehmen wollte. Von dieser anatomischen Einteilung ist die physiologische, die zwischen Wasser- und Luftatmung unterscheidet, unabhängig. Sie kreuzt jene mehrfach und fällt nur zum Teil mit ihr zusammen, letzteres insofern, als alle jene Atemflächen, die auf Erweiterung des Integumentes nach außen beruhen, lediglich der Wasseratmung dienen. Einstülpungen dagegen, vorwiegend zur Entnahme des Sauerstoffs aus der Luft bestimmt, können doch vereinzelt auch allein im Wasser funktionieren, während sie in anderen ebenso vereinzelten Fällen in beiden Medien sich zu betätigen vermögen. Dasselbe gilt vermutlich auch von äußeren Hautflächen.

Eine andere physiologische Scheidung, die der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureabgabe, ist bisher wohl noch völlig unberücksichtigt geblieben, daher sie auch bei der Einteilung der Atemwerkzeuge zunächst außer Betracht bleiben mag.

Alle diese Bemerkungen gelten nur für die Atemwerkzeuge der Schnecke, die das Ei verlassen hat. Der Embryo hat dazu noch zwei ganz abhängige Organe, die bei ihm allein die Respiration zu übernehmen scheinen, die Kopf- und Schwanzblase oder Podocyste (s. u. Entwicklungsgeschichte).

Am einfachsten ist wohl die Gliederung nach rein anatomischen Merkmalen, unter sekundärer Berücksichtigung der physiologisch-biologischen.

1. Die Atemhöhle.

Es scheint schwierig, für die Lungenhöhle eine einheitliche und eindeutige Definition zu geben. Der wesentliche Unterschied gegenüber der Kiemenhöhle der Proso- und Opisthobranchien liegt im Pneumostom, d. h. in dem durch einen Sphinkter verschließbaren Atemloch. Es stellt eine Neuerwerbung dar, die in der Ontogenie ziemlich spät beim Embryo auftritt. P. Heyder (l. c.) hat seiner Entstehung besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Es bedeutet bei *Arion* keineswegs die Trennung einer vorher einheitlichen Höhle unter dem rechten Mantelrande in zwei besondere Räume, die vordere Mantel- und die hintere Lungenhöhle; sondern beide sind bereits vorher da und beruhen auf selbständigen Einstülpungen, so zwar, daß die Lungenhöhle zeitlich das primäre Organ ist. Die Erhebung der Pneumostomfalte bedeutet hier weiter nichts als den schärferen Abschluß der schon vorher selbständigen Lungenhöhle und den engeren Zusammenschluß der vorher etwas mehr auseinandergezogenen Leibesöffnungen, des Afters und Nierenporus nämlich. Man hätte danach drei ontogenetische Ereignisse auseinander zu halten in der zeitlichen Folge, nämlich daß zunächst die Lungenhöhle, dann die Mantelhöhle sich einstülpt, und zuletzt die Pneumostomfalte sich erhebt.

Jeder dieser Vorgänge scheint zu beträchtlichen Abweichungen befähigt, die etwa in folgenden, weiterhin zu untersuchenden Momenten sich äußern:

a. Die Lungeneinstülpung wechselt erheblich in ihrer vorderen Abgrenzung und in der Richtung, die sie nach innen einschlägt. Die Abgrenzung wird vermutlich bedingt durch das dritte Moment, d. h. die Pneumostomfalte (s. u.). Die verschiedene Richtung wird erzeugt durch die Unterschiede der Lagebeziehungen zwischen Lunge und Niere, auch wohl zwischen Lunge und Pericard.

b. die Mantelhöhle ist bei Chiline, wo ein Pneumostomverschluß fehlt, gleich der Mantelhöhle + Lungenhöhle, bei den normalen Stylommatophoren bedeutet sie den Spaltraum unter dem Mantelrande neben und vor dem Pneumostom, auf dessen Seite er, im allgemeinen rechts, tiefer ist als auf der anderen Körperhälfte. Bei den Ancyliden bedeutet diese flache Einsenkung, soweit sie überhaupt da ist, die ganze Atemhöhle schlechthin, die sich bei Formen, wie *Protancylus* und *Miratesta* stärker vertieft.

c. Der Wechsel des Pneumostoms, bald mehr nach außen, bald mehr nach innen angelegt, beim erwachsenen Tier im ausgestreckten Zustand, dann regelrecht in der äußersten Körperbegrenzung, bedingt zunächst die verschiedene Lage von After und Nierenporus, die bald getrennt noch innerhalb der Lunge sich öffnen, bald getrennt oder zu einer Cloake vereinigt entweder gerade im Pneumostom oder in dessen unmittelbarer Nachbarschaft außen münden, Dinge, die in den vorigen Kapiteln be-

sprochen sind. Seinen schärfsten Ausdruck aber findet er wohl in der verschiedenen Lage des Osphradiums, das bei *Testacella* als Sinnesleiste im Hintergrund der Lunge, bei den Basommatophoren als Lacazesches Organ in ihrem äußeren Ende unmittelbar hinter dem Atemloch, bei den Limaciden und Urocycliden aber wieder als Sinnesleiste außerhalb der Lunge in der Mantelhöhle unter der Mantelkappe seinen Sitz hat, besonders deutlich bei *Parmacella,* wie früher geschildert. Es liegt wohl nahe, die Lage des Osphradiums als Fixpunkt zu nehmen und seine nachherigen Verschiedenheiten durch den Wechsel in der Lungeneinstülpung und in der Lage der Pneumostomfalte zu erklären.

Die respiratorische Fläche.

Wie die Atemhöhle einen hohen Reichtum morphologischer Varianten aufweist, so ist auch die Ausbildung des eigentlichen Respirationsgewebes nach Umfang und Ausbildung einem starken Wechsel unterworfen. Das Lungenareal ist im einfachsten Falle durch stärkere Vascularisation gekennzeichnet. Dabei wird das Epithel zu einer dünnen Lamelle abgeflacht, die unmittelbar die Bluträume nach außen abgrenzt und von Strecke zu Strecke durch einen Bindegewebspfeiler mit den tieferen Gewebslagen unter der Lacune zusammenhängt nnd so festgehalten wird*). Diese Gefäßverzweigung ist am stärksten in der Nähe des Pneumostoms und nimmt von da bald mehr kontinuierlich, bald ziemlich plötzlich in den entfernteren Teilen der Lungenhöhle ab, nur selten sie bis in alle Winkel erfüllend. Aber die Ausdehnung dieses eigentlich atmenden Areals erfolgt keineswegs überall in derselben Richtung; bei den Gehäuseschnecken hält es sich im allgemeinen lediglich an der Decke, wo es im Bogen zunächst nach vorn herumgreift. Bei den Nacktschnecken wechselt es in hohem Maße, bald nach vorn, bald zugleich nach hinten sich ausdehnend, bald auf die Decke beschränkt, bald auch auf den Boden übertretend, bald und meistens die Nierenwand freilassend, bald auch sie wenigstens zum Teil überziehend.

Noch stärker als nach Richtung und Ausdehnung ist der Wechsel der Atemfläche auf der gleichen absoluten Grundfläche. Er mag mindestens in denselben Grenzen sich bewegen, wie bei den Amphibien oder gar bei den Reptilien. Eine ebene Fläche mag bereits sehr verschiedenes zu leisten je nach der Dichte ihres Gefäßnetzes. Sie vergrößert sich aber wesentlich durch das Anschwellen und Hervortreten der stärkeren Äste; und wenn diese sich netzartig zusammenschließen, entstehen Alveolen. In diesen mögen zunächst die Wände auch der gröberen Gefäße osmotischen Gasaustausch vermitteln. Er muß aber abnehmen mit der Verdickung der Gefäßwand; daher führt ein weiterer Schritt zur Aus-

*) D. Calugareanu et J. Dragoin, Sur l'epithélium respiratoire de quelques gastéropodes pulmonés. Compt. rend. de la Soc. de biol. LXV. 1908. S. 521—523.

bildung eines feinsten Gefäßnetzes in und auf dieser Wand. Dadurch werden die Alveolen den Lungenbläschen der Wirbeltiere immer ähnlicher. Das gleiche Prinzip kann, weiter wirkend und Alveolen über Alveolen schichtweise häufend, einen dichten Lungenschwamm erzeugen, bei *Parmacella* z. B. So finden wir in einer derartigen Lunge alle Übergänge wie etwa in der Lunge einer Schlange, deren hinteres Ende nur noch einen Luftsack bedeutet. Bei den Testacellen werden die Enden des Lungenraums geradezu zu Luftsäcken erweitert.

Leider fehlt uns für genauere Abschätzung der wahren Atemfläche und ihrer Wirkung bis jetzt jeder exakte Maßstab. Im großen und ganzen läßt sich bisher eine allgemeine Beziehung zwischen der Atemfläche und dem Körperumfang feststellen. Schwammartig entwickelte Lungen scheinen auf große Formen beschränkt, während kleine Pulmonaten durchweg nur eine vascularisierte ebene Atemfläche aufweisen dürften. Aber sowohl die Grenzen der verschiedenen Lungentypen innerhalb des Systems, sowie ihre Übergänge während der individuellen Entwicklung bleiben erst festzustellen.

Für die adaptiven Kiemen dürften ähnliche Gesichtspunkte gelten, nur daß die ganz verschiedene körperliche Grundlage, auf der sie sich bilden können, eine nähere Schätzung noch viel mehr erschwert. Sie lassen sich vorläufig nur im allgemeinen morphologisch schildern.

Systematische Beschreibung.

Bei der vielfach sich kreuzenden Ausbildung von Lungen und Kiemen, pallialen und extrapallialen Respirationsorganen dürfte es angezeigt sein, zunächst eine systematische Übersicht zu versuchen.

Basommatophoren.

Der Wechsel innerhalb dieser alten Gruppe ist außerordentlich groß. Man kann wohl morphologisch folgende Stufen unterscheiden:

a. Eine kaum angelegte Mantelhöhle mit einfachem Lappenanhang,
b. Eine stärker vertiefte Mantelhöhle mit adaptiver Kieme,
c. Eine weiter vertiefte Mantelhöhe, die zugleich als Lungenhöhle dient,
d. Lungenhöhle mit verschließbarem Pneumostom,
e. Lungenhöhle mit Pneumostom und äußerer adaptiver Kieme,
f. Lungenhöhle mit Pneumostom und innerer adaptiver Kieme.

Die Frage, ob sich mit dieser Stufenfolge zugleich eine phylogenetische Reihe verbindet, oder ob etwa die ersten Stufen auf Rückbildung einer früher vorhandenen Lunge beruhen, bleibt dabei unberührt.

a. Die Ancyliden und *Gundlachia* haben den Raum unter dem Mantel neben dem After kaum mehr vertieft, als auf der anderen Körperhälfte. Unter ihm springt ein Hautlappen vor, den Pelseneer als Mantellappen bezeichnet. Von einer besonderen Atemhöhle ist keine Rede.

b. Bei *Protancylus*, noch mehr bei *Miratesta* erscheint nach Sarasin's der Raum unter dem Mantel mehr vertieft. Er ist von einer adaptiven

Kieme ausgefüllt (s. u.). Bei *Miratesta* wird er oben und unten vom Mantel begrenzt, weil dieser von der Sutus her einen Lappen unter die Kieme herabschickt (VIII 13). Nach einer Figur v. Iherings scheint auch *Ancylus Moricandi* in diese Gruppe zu gehören (s. u.).

c. Chiline bildet eine Gruppe für sich, insofern als sich zwar eine Mantelhöhle vertieft, die aber weder durch ein Pneumostom geschlossen werden kann, noch ein Atemgefäßnetz an der Decke entwickelt. Die Höhle ist nach Plate bei *Ch. dombeyana* ziemlich groß und steigt bis in die vorletzte Windung hinauf. Der Raum wird zum großen Teil von der Niere eingenommen und soll zugleich bei ihren dünnen Wänden die respiratorische Oxydation des sie durchströmenden Venenblutes ermöglichen. Das Atemloch wird wenigstens etwas verengt durch einen Wulst des unteren Mantellappens, wo der After liegt. Eine vorspringende, lacumäre Falte begleitet den Enddarm und schlägt sich hinten auf den Mantel über, wo sie am rechten Rand der Niere entlang läuft. Ihre Bedeutung ist unklar. Die Decke des Atemraums ist oft tief schwarz pigmentiert. Die Schnecken halten den Atemraum gleichmäßig weit offen, gleichgültig ob sie sich über oder unter Wasser befinden, sie lassen also ebenso Luft wie Wasser eintreten. Plate denkt an eine Sonderanpassung an die reißenden Gewässer Chiles. Jedenfalls bedeutet der Atemraum weiter nichts, als eine Vergrößerung der atmenden Haut, von der er sich in der Struktur nicht unterscheidet.

d. Die echte Lungenhöhle mit meist wenig hervortretendem Gefäßnetz an der Decke und verschließbarem Pneumostom kennzeichnet das Gros der Basommatophoren auf dem Lande, im Süß- und Seewasser, gleichgültig, welche Form Körper und Schale sonst angenommen haben. Hierher gehören die Ancyliden, soweit bekannt *Limnaea*, *Amphipeplea*, *Physa* und *Aplexa*, die meisten Planorbiden, *Latia*, *Gadinia*, *Otina*, *Amphibola*. Das Pneumostom ist in der Regel verschließbar durch einen Wulstlappen, der die untere Umrandung bildet und sich von unten her über die Öffnung legt. Das Gewebe der Cutis greift aber so gleichmäßig um das Pneumostom herum, daß sich die ganze Umrandung als ein gleichmäßiges trichterförmiges oder zylindrisches Rohr erheben kann und sich der nahen Wasseroberfläche entgegenstreckt, am deutlichsten bei den Limnaeen.

Im einzelnen gibt es eine ganze Reihe von Abstufungen.

Die Auriculiden haben eine wohlentwickelte Lunge (Semper, Pelseneer, Plate), aber dem engen Pneumostom fehlt der untere Schließlappen. Das vasculöse Atemgewebe beschränkt sich, wie bei allen Basommatophoren, auf das Manteldach der Lunge. Bei *Pythia* beschreibt die Lunge eine volle Spiraltour.

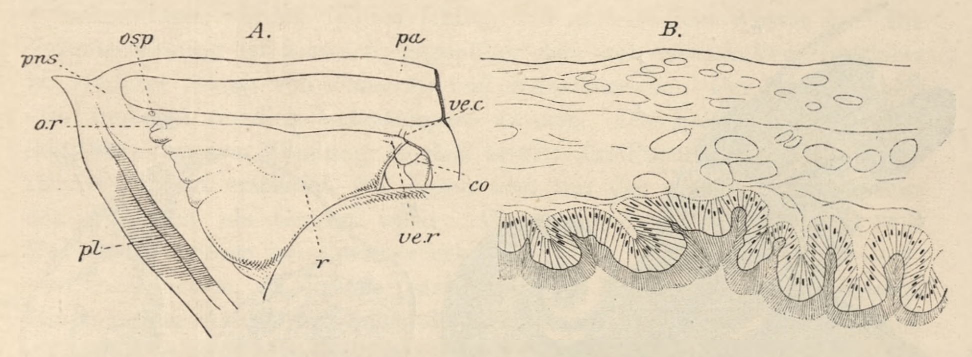
Gadinia, der Philippi und Hutton mit Unrecht eine Kieme zuschrieben, hat ein enges Pneumostom, das in eine sichelförmige Lunge überführt; sie reicht links viel weiter nach hinten als rechts. Nach Plate fehlt der *P. peruviana* ein respiratorisches Gefäßnetz. Bei *G. Garnoti*,

die sich im Aquarium nach Art vieler kleinen Basommatophoren mit Vorliebe über der Wassergrenze aufhielt, enthielt sie Luft (Pelseneer).

Bei *Otina*, die nach Clark ebenfalls eine Kieme besitzen sollte, hat der sichelförmige Atemraum ein mäßiges Gefäßnetz. Das ziemlich enge Pneumostom läßt nur Luft eintreten (Pelseneer).

Amphibola besitzt keine Kieme, wie es schon Quoy und Gaimard erkannten. Pelseneer weist die Angaben von Macdonald und v. Ihering zurück. Was Burries als rudimentäre Kieme ansah, kann nicht als solche gelten. Es sind wimpernde Falten, die rechts vom Enddarm entlang ziehen, während ein Ctenidium links liegen müßte. Ob und inwieweit die Wimperfalte zur Einfuhr von Wasser benutzt werde, scheint unbekannt. Unter dem Pneumostom ein Schließlappen mit dem After.

Fig. 139.



Amphibola nux avellana. *A*. Dach der Mantelhöhle. *B*. Querschnitt durch die als Kieme gedachte Falte *pl*. *co* Herz. *osp* Osphradium. *o.r* Nierenporus. *pa* Mantel. *pns* Pneumostom. *r* Niere. *ve.c* Gefäß von dem vorderen Teile der Atemhöhle, das mit der Nierenvene *ve.r* zum Atrium geht. Nach Pelseneer.

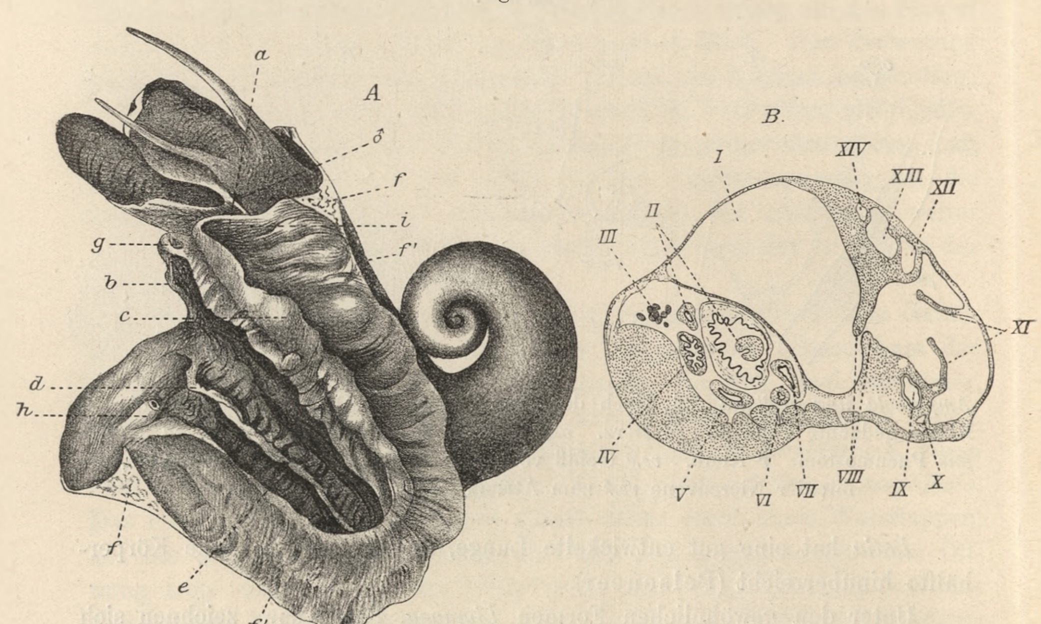
Latia hat eine gut entwickelte Lunge, die bis auf die linke Körperhälfte hinüberreicht (Pelseneer).

Unter den gewöhnlichen Formen *Limnaea*, *Physa* usw. zeichnen sich die Planorben durch eine sehr große Lunge aus. Man sieht sie bei kleineren Arten bis weit in die Spira hinauf durchscheinen. Sie dient den Tieren als Schwimmblase, mittels deren sie vom Boden der Gewässer an die Oberfläche emporsteigen. Bei den Planorben wirkt ihre Größe erschwerend auf die Locomotion. Das Tier kommt so nach oben, daß das Gehäuse senkrecht steht mit der Mündung nach unten. Durch Verschiebung der Luft und Verlagerung des Schwerpunktes wird dann die Schale umgedreht, daß sich der Fuß am Wasserspiegel ausbreiten kann. Beim Kriechen, auch an einer Unterlage, kommt aber fortwährend die alte Lage wieder störend zur Geltung, so daß sich die Locomotion aus einem ruckweise erfolgenden Wechsel zwischen Kriechen und Gehäuseeinstellung zusammensetzt (Buchner).

Bekannt ist, seit den Untersuchungen von Siebold und Pauly, daß die Limnaeen ihre Lunge in stärker fließenden Gewässern geschlossen halten. In der Tiefe der Seen aber öffnen sie sie wieder und nehmen Wasser ein. Da sie aber von hier niemals wieder an die Oberfläche kommen, ist die Lunge sozusagen zu einer Wasserlunge geworden. Selbst bei der höheren morphologischen Ausbildung erweist sie sich gegen das Medium so indifferent, wie die primitive Atemhöhle von *Chilina*. Freilich übernimmt dann die Haut vorwiegend die Respiration. Von den kleinen Planorben kann *Pl. cristatus* nach Willem die Lunge ebenfalls mit Wasser füllen.

e. *Planorbis corneus*, (schwächer *Pl. complanatus*) und die medagassische von Pelseneer als *Pulmobranchia* beschriebene Form (= *Isidora*

Fig. 140.



Planorbis corneus. *A* mit von oben geöffneter Lungenhöhle. *a* Pneumostom. *b* adaptive Kieme. *c* doppelte Leiste am Boden, den Enddarm bergend. *d*, *e* Leisten an der Decke. *f*, *f'* aufeinanderpassende Schnittränder. *g* Anus. *h* Nierenpapille. *i* Stelle des Ophradiums. *B*. Querschnitt durch den vorderen Teil der Lungenhöhle. *I* Lungenhöhle. *II* und *V* Penis. *III* Speicheldrüse. *IV* Ösophagus. *VI* Spermoviduct. *VII* Oviduct. *VIII* rechte obere und untere Falte. *IX* Enddarm. *X* Zuführendes Kiemengefäß. *XI* linke obere und untere Falte. *XII* Zuführendes Nierengefäß. *XIII* Niere. *XIV* Abführendes Nierengefäß. *A* nach Simroth. *B* nach Pelseneer.

s. *Bulinus*) sind durch die Entwicklung des Schließlappens unter und hinter dem Pneumostom zur adaptiven Kieme ausgezeichnet (s. u.). Damit geht merkwürdigerweise eine Faltenbildung in der Lunge Hand in Hand, deren Bedeutung noch nicht klar liegt. Die Falten sind verschiedentlich

untersucht worden, von Lacaze-Dutiers, mir, Semper, Bohme, Buchner, Pelseneer. Letzterer gibt die ausführlichste Beschreibung. Sie gehen von der ventralen und der dorsalen Seite aus und sind oben wie unten doppelt. Die ventralen kommen zustande durch eine Verdickung der den Enddarm einschließenden Haut. Von den dorsalen steht die vordere oder rechte im gleichen Verhältnis zur Niere, die hintere oder linke geht vom Mantel selbst aus. Die vorderen oder linken Falten sind dicker als die hinteren; dadurch, daß sie sich bis zur gegenseitigen Berührung erheben, schließen sie von dem vorderen weiteren Lungenraum einen hinteren, ihm parallel laufenden ab, in den die hinteren Falten frei hineinragen. Am kräftigsten sind die Falten entwickelt bei *Planorbis corneus*, schwächer bei *Pulmobranchia*, angedeutet bei *Pl marginatus* und *carinotus*. Der nahe liegende Gedanke, den ich aussprach, in dem hinteren Raum einen Kiemenraum zu erblicken, ist namentlich durch Pelseneer zurückgewiesen worden. Cilien fehlen, und es tritt kein Wasser ein. Die Vascularisierung ist schwach, gegenüber dem gut entwickelten Gefäßnetz im vorderen Raum von *Planorbis* und *Pulmobranchia*. Der Raum scheint also zunächst ziemlich bedeutungslos zu sein. Die Falte auf dem Darm läuft vorn bis zur Mündung, so daß bereits das Pneumostom in zwei Abschnitte zerlegt erscheint, von denen aber nur der vordere oder vielmehr das Atemloch als Ganzes wirkt. Eine Andeutung der Trennung will Pelseneer bereits bei *Limnaea* erkennen.

f. *Siphonaria*, die in der Gezeitenzone des Meeres lebt, hat im hinteren Umfange der Atemhöhle eine adaptive Kieme entwickelt, die jedenfalls eine weit größere Respirationsfläche darstellt als der glattwandige Abschnitt (s. u.). Bei steigender Flut wird jedenfalls Wasser eingenommen. Die Funktion dürfte ähnlich sein wie bei Labyrinthfischen.

Eine Anzahl von Basommatophoren ist noch nicht untersucht, darunter leider gerade solche, die auf den Gebirgen wärmerer Länder (Algier und Réunion) eine rein terrestrische Lebensweise im Moos führen, wie *Lantzia* und *Brondelia*. Wir kommen darauf zurück.

Soleoliferen.

Das Historische ist bei der Niere bereits angegeben. Es hat sich herausgestellt, daß bei den Oncidiiden zwischen den wirklich voneinander getrennten, wenn auch in üblicher Nachbarschaft lagernden Organen früher mancherlei Verwechslungen begangen wurden. Die übrigen haben entweder keine Lunge — oder sie ist, falls sie sich doch noch experimentell herausstellen sollte, als eine besondere Erwerbung aufzufassen.

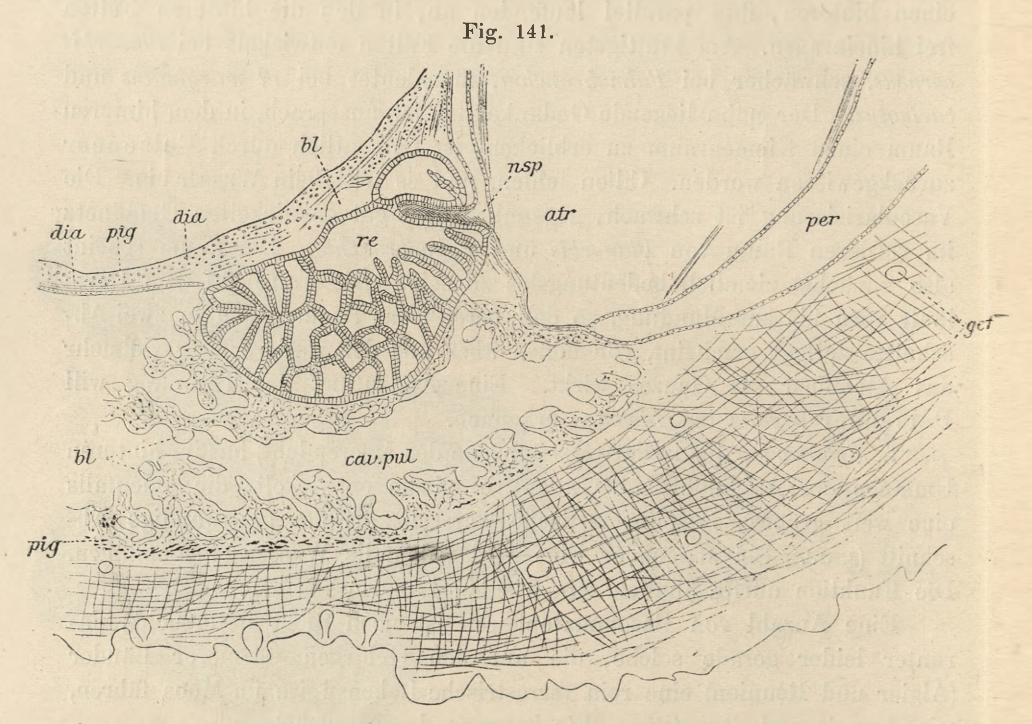
Oncidiiden.

Die von Cuvier bereits beschriebene Lunge wurde von v. Ihering und Joyeux-Laffuie mit der Niere zusammengeworfen, wozu Haller weitere Verwechslungen hinzufügte. Bergh und Semper schieden wieder. Plate, v. Wissel und Pelseneer haben die Verhältnisse richtig gestellt.

Das Pneumostom mündet, völlig von Darm und Ureter getrennt, hinter der Afterpapille entweder genau in der Mittellinie oder ein wenig nach rechts verschoben. Seine relative Lage zwischen After und Perinotum hat Plate zur systematischen Charakterisierung verwendet.

Im allgemeinen hält sich die sichelförmige, vorn konkave Lunge an die Niere, die sie einhüllt, und in deren Vertiefungen sie selbst mit manchen Fortsätzen eindringt, so daß sie Pelseneer bei *Oncidiella* selbst als halb-tracheat bezeichnet. Wie die Niere, teilt sie sich von einem medianen Raume aus gewöhnlich in zwei seitliche Räume, die verschieden

Fig. 141.



Querschnitt durch das Hinterende von *Oncidium verruculatum*. *atr* Vorkammer des Herzens. *bl* Lacunen. *cav.pul* Lungenhöhle. *dia* Diaphragma. *gef* Blutgefäße. *nsp* Renopericardialgang. *per* Pericard. *pig* Pigment. *re* Niere. Nach Plate.

weit vordringen, der rechte reicht stets bis zum Pericard. Vorn wird sie durch ein dünnes, glattes, muskulöses, von feinen Blutlacunen durchzogenes, auf der Vorderseite oft pigmentiertes Diaphragma von der Leibeshöhle abgegrenzt. Das Atemgewebe findet sich der Hauptsache nach an der Mantelfläche, also unter dem Ende des Notums, es greift hier und da etwas auf die benachbarte Region des Diaphragmas über, ebenso auf den Boden des medianen Raums, der hinter der Fußspitze diesem Hyponotum aufliegt; es bleibt nur in der Umgebung des Pneumostoms glatt und gefäßfrei.

Von Einzelheiten etwa folgendes.

Bei *Oncidina*, *Oncidiella* und *Peronina* dehnt sich die Lunge symmetrisch gleich weit nach rechts und links aus, bei *Oncis* reicht sie halbsymmetrisch noch einmal so weit nach vorn als links, bei *Oncidina* liegt sie asymmetrisch rechts und erstreckt sich nur ganz wenig über die Medianebene nach links hinaus.

Sehr verschieden ist die Ausbildung der Respirationsfläche. In den meisten Fällen wird das Gefäßnetz so tief maschig und alveolär, wie bei der entwickeltsten Stylommatophorenlunge. Die Lacunen drängen sich in der Regel auf den Kammleisten dicht ans Epithel heran, zur Erleichterung des Gasaustausches. Das Lumen der Gefäße wechselt sehr stark je nach der Konservierung, was Plate als Beweis für die Kontraktilität der Wandungen ansieht. Bei normalen Oncidiellen tritt die Lacunenbildung ganz zurück, wiewohl der Lungenraum erhalten bleibt. *Oncidiella celtica* und *maculata* haben ganz glatte Lungenwände, bei *O. borealis* ist die Atemfläche zwar vascularisiert, doch ohne daß die Gefäße über die Atemfläche vorspringen. Die Lunge wird nach Wissel von einem ganz flachen Epithel ausgekleidet, über dessen Fläche sich die Kerne etwas erheben.

Man hat meist in der Biologie der Oncidiiden den Hauptwert auf die amphibische Lebensweise am Meeresstrande gelegt und den Wert der Lungenatmung unterschätzt. Formen, die nie mit dem Meere in Berührung kommen, wie *Oncis montana*, beweisen allein schon, daß die Respiration in erster Linie, und zwar hier allein durch die Lunge sich vollzieht, und die Höhe ihrer Ausbildung spricht in demselben Sinne. Aber selbst wenn *Oncidiella celtica* von Joyeux-Laffuie einen Monat lang unter Wasser gehalten werden konnte, so kriecht sie doch während der Ebbe ihrer Nahrung nach, wobei sie ihr Pneumostom öffnet, natürlich nicht im Sonnenschein. v. Wissel weist mit Recht auf Plates Beobachtung hin, daß selbst Tiere von dieser Lebensweise in erster Linie auf ihre Lunge angewiesen sind. Denn Plate sah die *O. coquimbensis* außerhalb des Wassers ihr Pneumostom weit öffnen und sogar zu dessen freister Entfaltung das Ende des Hyponotums nach oben umbiegen. Die Nachbarschaft zwischen Lunge und Pericard wirkt doch am unmittelbarsten, um oxydiertes Blut den inneren Organen, vor allem dem Hirn, zuzuführen (s. u.).

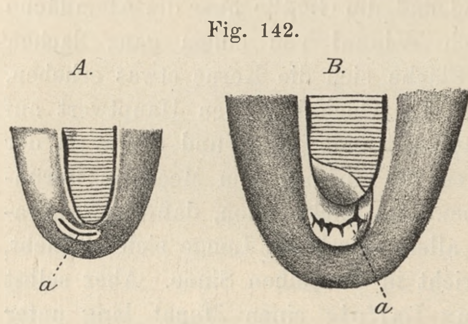
In der vollkommenen Trennung von Darm und Niere zeigt die Oncidienlunge unter den Pulmonaten die größte Selbständigkeit, in der Ausbildung des Atemgewebes erreicht sie die höchste Stufe. Daß sie hinter dem Pericard liegt mit der Lagebeziehung zwischen Herz und Atemorgan, wie sie die Opisthobranchien auszeichnet, macht die Familie opisthopneumon.

Die Vaginuliden.

Der allgemeine Stand der Frage ist bei der Niere erörtert (s. o.). Von älteren Autoren scheint Leidy der modernsten Auffassung am nächsten

gekommen sein. Der Raum, der sich von der Mündung des eigentlichen Ureters neben dem Enddarm im Mantel bis ans Hinterende erstreckt und mit ihm in Verbindung steht, galt bisher als Lunge, bis Pelseneer darauf hinwies, daß die Falten, wie sie von mir und Keller abgebildet waren, ein viel zu hohes Epithel tragen, als daß man sie für respiratorisch halten dürfte. Dazu ist das Epithel drüsig, und die Falten sind arm an Blutlacunen. Pelseneer rechnet den Raum daher als erweiterten Endabschnitt dem Ureter zu. Schon seine Entfernung von dem Pericard, von dem er durch die Niere getrennt ist, spricht gegen die Deutung als Lunge, da sonst Herz und Lunge bei allen Pulmonaten unmittelbar zusammenhängen, worauf ich zurückkomme. Damit scheint aber die Frage doch nicht erschöpft zu sein. Zunächst fehlt der experimentelle Beweis, daß keine Luft aufgenommen wird. Zum mindesten könnte man bei *Veronicella Willeyi*, bei welcher das Endrohr frei neben dem After ausmündet, und die Kommunikation mit dem Rectum viel weiter oben liegt, (Textfig. 126 B) noch Lungentätigkeit erwarten. Bei den übrigen wird sie unwahrscheinlich schon durch die Mündung des Rohres in den Enddarm kurz vor deren Öffnung (Textfig. 126 A). Abgesehen davon, daß man meist im ganzen Rectum Faeces findet, spricht schon die Form des Afters gegen eine Trennung in After und Pneumostom. Bisweilen ist er allerdings rings durch Falten gesäumt, von denen die am weitesten rechts gelegene am stärksten vorspringt und wohl einen besonderen Pneumostomkanal abschließen könnte (Textfig. 142 B) wie schon Leidy eine ähnliche Auffassung hatte. Bei anderen aber, namentlich bei der abessinischen Gruppe, (Textfig. 142 A) bildet er eine lange, schräggestellte Spalte, deren Ränder sich glatt aneinanderlegen, wie die eines Knopflochs, so daß jede Andeutung einer Arbeitsteilung in Luft- und Faecalgang ausgeschlossen erscheint. Am wichtigsten aber ist doch wohl die von Sarasins nachgewiesene Tatsache, daß anfangs der Darm in der Höhe des eigentlichen Ureters, d. h. beim Eintritt in den Mantel, sein Ende hat und mit ihm zusammen in einen gemeinsamen Enddarm mündet, der sich erst nachträglich in die zwei Canäle, das Rectum und das Endrohr des Ureters, zerlegt. Hier gewinnt man in der Tat den Eindruck, als wenn sich eine selbständige Mantelhöhle durch Einstülpung entwickelte, welche After und Nierenporus vor sich hertreibt. Sie könnte in der Tat als Atemhöhle aufgefaßt werden, gleichgültig, in welcher Weise sie sich nachträglich weiter differenziert

Fig. 142.



Hinterende von *Vaginula*, von unten. *A.* aus der Gruppe vom abessinischen Hochlande (2 : 1); *B.* aus der Gruppe der *V. tuberculata* (nat. Gr.). In *B.* ist das Fußende nach vorn zurückgeschlagen. *a* Afterspalte. Original.

hätte. Ja es fehlt anscheinend nicht an einer direkten Blutverbindung zwischen der Atemhöhle und dem Herzen, sei es durch den Lateralsinus, der rechts viel weiter ist als auf der linken Körperhälfte und Pericard, Niere und Lunge zusammenhängend umspült, sei es durch eine besondere Lungenvene (s. u.). Hier sind künftige Untersuchungen abzuwarten.

Daß ich Plates konstruktiver Ableitung der Verhältnisse bei den Vaginuliden aus einer gewöhnlichen Pulmonatenlunge keine Beweiskraft beimessen kann, ist schon bei der Niere erwähnt. Ich verzichte daher auf die ausführliche Wiedergabe.

Die Rathouisiiden.

Die anatomischen Angaben sind oben bei der Niere gemacht (S. 383). Der von Sarasins bei *Atopos* als Lunge gedeutete Endraum ist kurz und erweitert sich zu einer kleinen Blase (XXII, 4 *ah*). Mag er praktisch der Atmung dienen oder nicht, die morphologische Übereinstimmung mit dem Endraum der Vaginuliden läßt sich kaum anzweifeln. Die Differenzen beruhen bloß auf der Verlagerung des langen Rectums der Vaginuliden in den Mantel. Will man einen Vergleich mit den Oncidiiden suchen, so bleibt wohl nur die Annahme, daß bei diesen die Lungeneinstülpung von Anfang an neben der Niere lag, bei den anderen Familien aber vor dem Nierenporus, so daß sie den Ureter vor sich her nach innen schob.

Die lissopoden Stylommatophoren.

Den eigentlichen Landlungenschnecken kommt durchweg eine gesonderte Lunge zu mit Pneumostomverschluß. Aber deren Ausbildung ist sehr ungleichmäßig. Am stärksten weichen von der Norm ab die Janelliden, welche Plate als Tracheopulmonaten den Vasopulmonaten gegenüberstellte. Ich folge in der Beschreibung zunächst den Autoren, um Kritik und Deutung gesondert anzuschließen.

Die Janelliden.

Semper, Bergh und ich hatten bereits bemerkt, daß vom Pneumostom ein enger Atemgang durch die Rückenhaut führt und sich dann zu einer kleinen Höhle erweitert, von der zahlreiche feine Gänge ausstrahlen. Plate, Pfeiffer und Glamann haben die Sache weiter verfolgt und dargetan, daß sich die Gänge als immer feinere Röhren verzweigen, bis sie in einen Filz oder Rasen letzter Atemröhren enden, die büschelförmig in einen großen dorsalen Blutsinus hineintauchen. Das Organ, das Plate als Tracheal- oder Büschellunge bezeichnet, ist der Hauptsache nach nur durch die Wand des Atemganges oder, was auf dasselbe hinausläuft, durch das Dach, die Kuppel der Mantelhöhle mit dem Integument verbunden und hängt im übrigen frei in den Sinus hinein, der zugleich die übrigen Pallialorgane, die Niere, den komplizierten Ureter, das Rectum, das postpalliale Sinnesbläschen einschließt und umspült. Die Büschel

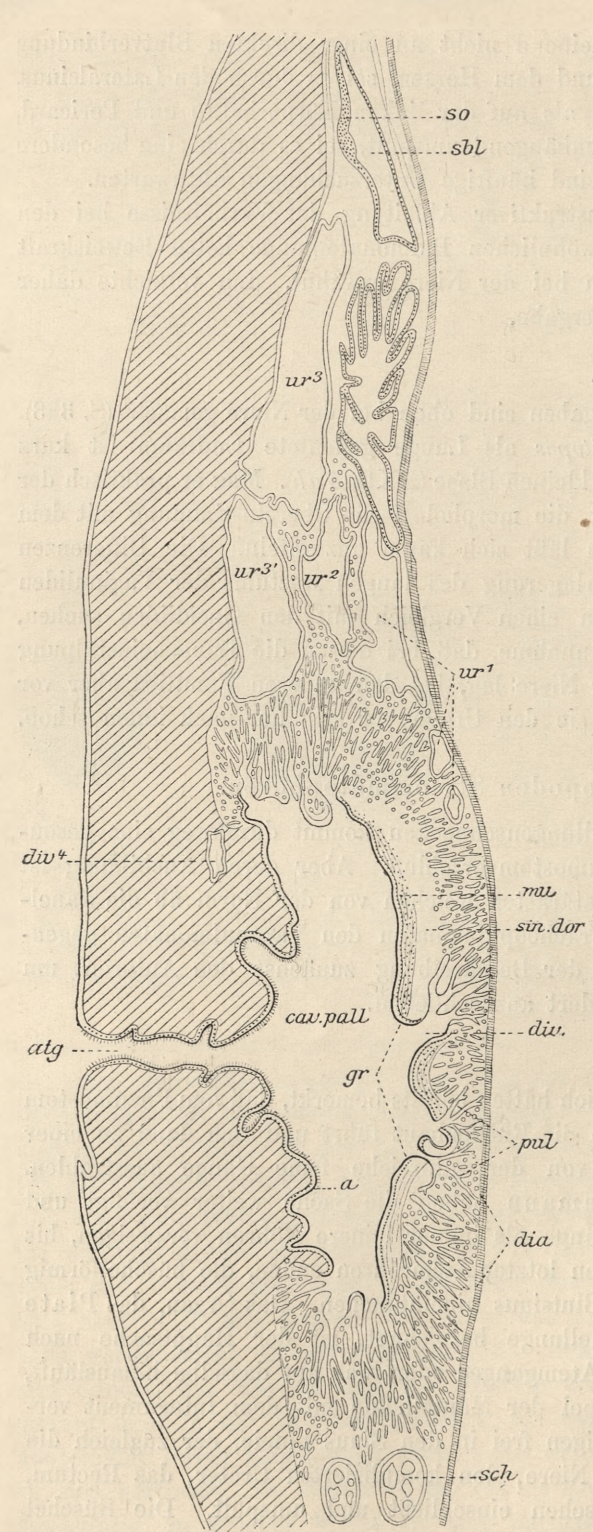


Fig. 143.

Längsschnitt durch die Mantelorgane von *Janella*. Vorn = unten. *a* Grenze zwischen Flimmerepithel und Cuticula. *atg* Atemgang. *cav.pall* Mantelhöhle. *gr* Grube der Mantelhöhle. *dia* Diaphragma. *div.* Ureterdivertikel. *mu* Muskulatur. *pul* Lungenröhren. *sbl* Postpalliale Sinnesblase. *sch* Schale. *sin.dor.* Rückensinus. *so* Sinnesleiste. *ur* Ureter. Nach Plate.

der Atemröhren schieben sich bis zu diesen Organen vor und zwischen sie hinein. Die Lage des Pneumostoms, das Verhältnis zu Ureter und Enddarm sind früher angegeben, die allgemeine Konfiguration der Atemorgane ergibt sich aus Textfig. 129—132, etwa mit folgenden Erklärungen.

Bei *Tribonophorus* und *Aneitea* reicht die Lunge nicht bis zur Medialebene nach links heran, sondern beschränkt sich ganz auf die rechte Körperhälfte. Der Atemgang steigt bei *Janella* senkrecht durch das Integument in die Höhe, bei *Aneitella Berghi* durchsetzt er das Integument, nach außen gewandt, in fast horizontaler Richtung, was eine längere Ausdehnung bedingt. Bei *Aneitea* und *Tribonophorus* richtet er sich schräg nach hinten. Er ist wohl im allgemeinen ein enges Rohr mit fest verschließbarer Mündung. Doch bleibt er nach Hedley so erweiterungsfähig, daß man gelegentlich durch das Pneumostom bis in die Mantelhöhle sehen kann (ähnlich wie bei unseren Nacktschnecken). Bei *Aneitella virgata* nimmt er nach Glamann in mittlerer Höhe zwei blindsackartige Anhänge auf, deren Gegenüberstellung dem Lumen Kreuzform verleiht. Sie werden als nebensächlich betrachtet. Die sich anschließende Mantelhöhle der Autoren, besser wohl Lungenhöhle, bleibt immer ein minimaler Raum von höchstens einigen Millimetern Länge und Breite und noch geringerer Höhe, wobei wohl auf den Wechsel zwischen Breite und Länge bei den verschiedenen Formen nichts ankommt. Die geringeren Dimensionen erläutert Plate durch einen Vergleich.

Die Lungenhöhle hat

bei *Helix pomatia*	31 mm Länge,	20 mm Breite,	3 mm Höhe,
„ *Arion empiricorum*	14 „ „	10 „ „	2 „ „
„ *Janella Schauinslandi*	3 „ „	2 „ „	0,5 „ „
„ *Aneitella virgata* (je	2,4 „ „	1,8 „ „	1,2 „ „
nach Kontraktion)	1,4 „ „	1,1 „ „	0,4 „ „

Der Vergleich büßt an Kraft ein, wenn man bedenkt, daß die Autoren die Divertikel ihrer Struktur nach zur Mantelhöhle rechnen. Es sind die röhrenförmigen Aussackungen der Höhle, soweit sie noch innerhalb von Muskulatur und Integumentgewebe liegen, in dem sie sich vielfach verzweigen, oder die sie in einfachem Verlauf durchsetzen, um dann in die Büschel der Atemröhren auszustrahlen, die frei im Sinus schwimmen. Nur bei *Tribonophorus* schieben sich zwischen Atemröhren und Divertikel noch die Luftkammern ein, d. h. die äußeren Enden der Divertikel, die von ihnen durch ihre Wandstruktur scharf unterschieden sind, worauf wir gleich zurückkommen. Die Verzweigung der Mantelhöhle differiert etwas nach den Gattungen. Bei *Janella* finden sich die Divertikel auf allen Seiten, am dichtesten in drei Etagen übereinander rechts und links. Bei *Aneitea* sind sie vorn und hinten am weitesten und am meisten geteilt, in der Mitte kürzer und einfach, sie sitzen aber ringsherum und fehlen nur im Umfang des Atemgangs. Bei *Tribonophorus* zählt Pfeiffer 24 Di-

vertikel, 8 nach vorn, 2 nach hinten usw. Die Atemröhren endlich werden überall sehr zahlreich. Die Ausdehnung bleibt mäßig. Denn die ganze Lunge, einschl. der Atemröhren, hat immer einen beschränkten Umfang. Bei *Aneitea* gibt Glamann 5,7 mm Länge und 4,1 mm Breite für die Lunge an, während die Zahlen für die Mantelhöhle je nach dem Kontraktionszustande 2,9 oder 2,6 und 3,4 oder 2,3 mm lauten, bei 2,6 oder 0,6 mm Höhe.

Die frei im Sinus hängende Lunge erhält außer am Dache, wo sie mit der Rückenhaut zusammenhängt, weiteren Halt dadurch, daß sie sich auf das Rectum stützt. Der Sinus wird unten gegen die Leibeshöhle abgeschlossen durch das Diaphragma, welches nichts anderes bedeutet, als die innere Auskleidung der Leibeshöhle mit einer im wesentlichen aus quergerichteten Fasern zusammengesetzten Muskellage. Der Sinus allein, der bei *Janella* sich unter dem vierten Teil des Rückens erstreckt, macht die Muskellage zur gesonderten Membran. Zu erwähnen sind noch die schlauchförmigen Drüsen, die sich in wechselnder Anzahl in der Umgebung des Peristoms und in den Atemgang öffnen, und die sich zum Teil, wie früher erwähnt, zu geschlossenen Bläschen in der Cutis abschnüren. Bei *Tribonophorus* bleiben sie durchweg offen.

Histologische Struktur.

Die Muskulatur des Integuments mit ihren Bindegewebselementen geht von der Rückenhaut auf die Mantelhöhle einschl. der Divertikel über, nur die größeren Hautdrüsen treten zurück außer den erweiterten schlauchförmigen. Bei *Janella* verjüngt sich die Muskulatur bereits stark an den Divertikeln, bei *Tribonophorus* liegt die Grenze an den Luftkammern, die kaum noch an der Eintrittsstelle eine Spur von Faserbelag haben. Die Muskeln verlaufen hauptsächlich der Länge und der Quere nach, doch vielfach mit netzartig aufgelöster Richtung der Bündel, ähnlich wie in der Haut.

Das Epithel des Atemganges ist bei *Janella* sehr ähnlich dem des äußeren Integumentes, nur daß es eine weit niedrigere Cuticula und Cilien trägt. In der Seitenwand der Mantelhöhle hören die Wimpern auf, und es setzt eine starke Cuticula ein, die Zellen werden zylindrisch. Eine Basalmembran fehlt durchweg, wie beim Integument. Kleine Schleimdrüsen sind im Atemgang nur noch vereinzelt. Beim Übergange in die schlanken Atemröhren, deren Querschnitt sich gegen das blinde Ende auf den vierten Teil verjüngt, tritt eine wesentliche Änderung ein. Die Cuticula verschwindet bald ganz. Die Zellen flachen sich ab, ihr freier, dem Lumen zugekehrter Rand ist gestrichelt (Balken mit hellem Zellsaft dazwischen), der Kern wird zur Scheibe, in der sich Chromatinkörner, durch Fäden verbunden, an der Oberfläche verteilen, die Scheibe wird gelappt, erhält Löcher und wird siebförmig durchbrochen. Im Lumen des Röhrchens finden sich Secrettröpfchen, als Schleim zu deuten, wie denn Plate

diesen Zellen gleichzeitig respiratorische und secretorische Funktion zuschreibt (s. u.). Charakteristisch ist die amitotische Teilung dieser Kerne und Zellen, die namentlich im weiteren Ende der Röhrchen statt hat, sowie ihr rascher Verbrauch und ihre Degeneration. Plate hat gerade diesen Vorgängen seine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und glaubt, einen Ausnahmefall von der Regel entdeckt zu haben, wonach die Amitose auf Gewebselemente beschränkt bleibt, die weiter keine morphologische Aufgabe haben und baldiger Abnutzung unterliegen, während hier den Zellen noch eine doppelte Leistung zufallen soll. Bei der Amitose rücken die Kernhälften auseinander, zunächst noch durch eine oder mehrere Brücken verbunden, bis auch diese reißen. Das Cytoplasma teilt sich bald zunächst unabhängig von der Kernteilung, bald fallen beide Teilungen zeitlich zusammen. Die Degeneration der Atemzellen kann verschiedene Wege einschlagen, wobei die Zellen oft zunächst noch im Epithelverbande liegen oder schon in den Sinus herausgedrängt werden. Der Kern verfällt entweder langsamer Auflösung ohne Zerbröcklung, so daß seine Elemente verblassen, ohne wesentliche Formänderung, oder es tritt und zwar zumeist Zerbröcklung ein ohne vorherige Konzentration, indem die Kernmembran platzt, oder endlicher durchläuft den entgegengesetzten Weg seiner Entwicklung, er konzentriert sich, bis er schließlich verschwindet. Eigentümlich ist, daß diese Art der Kernauflösung, im allgemeinen selten, bei einem Exemplar ausschließlich herrschte — einer jener Fälle von Unterschieden in individueller Konstitution oder zeitlicher Disposition, an denen der Wirbeltierkörper so reich ist. Die Auflösung des Kerns geschieht durch Phagocytose, und zwar sollen sich daran zwei Elemente beteiligen, Blutkörperchen und plasmatische Zellen. Die letzteren würden, wie wir bei der Niere sahen, auf die ersteren zurückzuführen sein.

Aneitella Berghi zeigt nach Plate einige Differenzen. Im wimpernden Atemgange fehlen die Drüsen ganz. Dem Epithel der Mantelhöhle fehlt die dicke Cuticula, sie haben höchstens eine zarte Grenzmembran und platten sich vielfach ab. Die Kerne der Epithelzellen in den Atemröhren treiben die Differenzierung nicht so weit, wie bei *Janella*, indem sie nicht zur siebförmigen Scheibe werden, ihre Nucleolen auch sich bloß oberflächlich an die Kernmembran gruppieren. Mit ihrer Dicke hängt dann die Verwölbung der Zelle über ihnen zusammen. Amitose und Degeneration verlaufen ähnlich.

Bei *Aneitea* reicht nach Glamann die Cuticula bis auf den Boden der Mantelhöhle, sie verschwindet in den Divertikeln, wo die Zellen sich abflachen, oft so stark, daß sie sich über den Kernen vorwölben.

Triboniophorus hat nach Pfeiffer vor allen Dingen die erwähnten besonderen Luftkammern. Das Epithel, aus dem die Wand besteht, ist so flach, daß es zur doppelt konturierten Membran herabsinkt, wo nur die Kerne Vorwölbungen bedingen. Die Mantelhöhle stimmt in ihrer Aus-

kleidung am meisten mit dem äußeren Epithel überein, was sich auch darin zeigt, daß sie oft viel Schleim enthält, eine Besonderheit, die von keiner Stylommatophorengruppe angegeben wird.

Mechanismus der Atmung.

Die Anschauung, welche die erwähnten Autoren sich von der Respiration gemacht haben, schreibt der Kontraktion des Diaphragmas die Exspiration zu, die Inspiration umgekehrt der Muskulatur des Atemganges, welche, vom Pneumostom aus sich kontrahierend, die Luft bis in die feinsten Röhrchen treiben würde. Daß sie in Frage kommt, wird wenigstens durch das wechselnde Lumen der Mantelhöhle (s. o.) bewiesen. Aus dem von Knight beobachteten, erwähnten, stoßweise pulsierenden Herausdringen von Harnflüssigkeit aus dem Nierenporus folgert Plate einen für ein so niederes Tier überraschend regelmäßigen Wechsel der Atembewegungen. Man könnte vielleicht die regelrechten Schaukelbewegungen, die ein stark kontrahierter *Arion empiricorum* bisweilen ausführt, als Parallele hinstellen. Wahrscheinlicher ist aber wohl, daß langsames, unter Umständen weites Öffnen des Pneumostoms und Atemganges die Regel ist, in Übereinstimmung mit Hedleys Beobachtung (s. o.).

Kritik und Deutung.

Schon die Annahme, daß die Tätigkeit des Diaphragmas die Ausatmung bewirkte, stößt auf Schwierigkeiten. Sie wäre nur brauchbar, wenn die Lunge oder der Rückensinus sich in die Leibeshöhle hinein vorwölbte. Es genügt aber der Hinweis auf einen der von Semper abgebildeten Querschnitte (1000, Taf. K) und die Überlegung, daß der Sinus und sein Boden, das Diaphragma, unter der halben Höhe links beginnt und sich bis ebendahin rechts herüberwölbt, daß er ebenso Herz und Niere mit einschließen soll, um zu zeigen, daß eine Kontraktion des Diaphragmas nur eine Herabdrückung der Leibeshöhlendecke, d. h. eine ganz gewaltige Inspiration zur Folge haben könnte. Wahrscheinlich kommt die Muskulatur im Diaphragma nicht stärker in Betracht, als in den übrigen Teilen der Leibeshöhle außerhalb des Sinus.

Wenn die Inspiration durch von außen nach innen fortschreitenden Verschluß des Atemganges recht wohl denkbar ist, so fehlt doch jeder Nachweis einer abwechselnden Erweiterung und Verengerung der Atemröhren, denen bis jetzt allein der Gasaustausch zugeschrieben wird. Bei der scheibenförmigen Ausbreitung der Kerne ist kaum daran zu denken, daß die Verengerung der Atemröhren lediglich auf die Elastizität ihrer Wände oder auf erhöhten Druck im Rückensinus zurückgeführt werden könnte. Dazu die Struktur der Atemröhren und ihrer Zellen: letztere sind typische Drüsenzellen, die Atemröhren sind lediglich Schleimdrüsen.

Damit erleidet aber die ganze bisherige Auffassung einen Stoß. Es scheint mir jedoch nicht schwer, ein rationelles Verständnis der auffälligen

Bildung anzubahnen, worauf ich inzwischen durch andere Studien geführt wurde. Der wahre Grund dürfte in ganz anderen Verhältnissen liegen, hauptsächlich im

Schwund des Mantels durch Verwachsen des Bodens und Dachs der Schalentasche.

Daraus erklären sich alle Eigenheiten der Pallialorgane, zunächst die Gedrängtheit und die Vervielfältigung der Schalenkammer. Die Schale ist, soweit einheitlich, in engster Kammer dem Integument eingelagert, wo sie aus mehreren Stücken oder zusammengedrängten Haufen besteht, in mehreren, oft weit voneinander getrennten solchen Kammern (s. o.). Die Schale lag früher in einer weiten Schalentasche. Sie war auf ein kleines Plättchen reduziert oder bereits in verschiedene Haufen einzelner Kalkkörner zerfallen, ähnlich wie bei *Arion*. Die Verwachsung der Mantelfläche mit dem Boden der Schalentasche schritt überall bis an die Kalkreste heran, die nun abgekapselt wurden.

Das Hinterende der ursprünglichen Schalentasche wird bezeichnet durch das postpalliale Sinnesorgan. Es ist nichts anderes als die von Täuber gefundenen Sinnesleisten im Schalengang der gewöhnlichen Nacktschnecken. Die Verwachsung verwandelte den Gang in eine Blase, der die Sinnesleisten innen ansitzen. Es ist überflüssig, nach einer neuen Funktion der Sinnesblase zu suchen.

Die Verwachsung des Schalendachs oder Mantels mit dem Boden der Schalentasche führte zum Verstreichen und Schwund des vorspringenden Mantelrandes. Es entstand die glatte Haut, durch die sich der Rücken der Athoracophoriden auszeichnet. Damit fällt aber die Stütze weg für das Lungendach. Die vom Pneumostom her vordringende Lungeneinstülpung geht, worauf die durchschnittlich schräge, zum Integument selbst senkrechte Richtung des Atemgangs (s. o.) deutet, nicht mehr in so kleinem Winkel zum Boden der Schalentasche, d. h. des ursprünglichen Mantels, daß ihre obere oder äußere Wand mit dem Mantel verschmelzen oder durch Hautgewebe mit ihr sich verbinden könnte, wie es nach der allgemeinen Regel geschieht. Beide Vorgänge, die Verschmelzung von Schalentaschenboden oder Mantel und Schalentaschendecke mit Reduktion des Mantelrandes, und die Vergrößerung des Winkels zwischen der Lungeneinstülpung und der Rückenfläche der Schnecke stehen wohl mit Sicherheit in kausalem Zusammenhange, wobei höchstens zu untersuchen bliebe, welcher von beiden Vorgängen der primäre ist. Zum mindesten scheint sicher, daß in der Lostrennung des Lungensackes vom Rückenintegument der Grund liegt für seine geringe Ausdehnung. Die Regelung des Luftwechsels in der Lunge fällt lediglich der Integumentmuskulatur anheim in der Umgebung des Pneumostoms, wie bei anderen Pulmonaten. Sie verstärkt sich im ganzen Umfange der zusammengefallenen Lunge, deren vorspringende Gefäßwände miteinander verwachsen,

wie die Wände der Schalentasche und nur röhrenförmige Zwischenräume frei lassen, die Divertikel.

Diese Muskulatur, deren verschiedene Anordnung abwechselnde Verengerung und Erweiterung erlaubt, bedingt allein den Luftwechsel. Er erstreckt sich nur so weit, als die Muskulatur reicht, d. h. auf die Mantelhöhle, die Divertikel und die Luftkammern von *Triboniophorus*. In diesem Raum, namentlich in der Peripherie, wird das Epithel zu einem echten, d. h. abgeflachten Atemepithel. Der ganze Raum um die zusammengefallene und entsprechend verkleinerte Lunge wird von einer vordringenden Lacune eingenommen, es entsteht der Rückensinus, dem das Atemepithel zugewandt ist. Die intensive Ausnutzung der beschränkten Fläche des Atemepithels führt zu einer Differenzierung der Epithelien. Soweit die Luft vordringt, werden alle Zellen zu Atemzellen. Die Schleimzellen dazwischen werden über diese Zone hinausgedrängt und entwickeln sich zu Schleimdrüsen, die frei in den Sinus eintauchen, den Atemröhren der Autoren.

Die Verwachsung von Dach und Boden der Schalentasche hat noch eine andere Folge gehabt, die Abkapslung nämlich der schlauchförmigen Drüsen in der Umgebung des Pneumostoms. Sie fällt unter denselben Gesichtspunkt, wie die des postpallialen Sinnesorgans.

Für die Lunge ergeben sich somit folgende Veränderungen in der Auffassung:

Lungenhöhle = Mantelhöhle + Divertikel + Luftkammern.
Atemröhren = Schleimdrüsen.

Damit fällt die Ausnahmestellung der Amitose an den Atemröhren weg. Die amitotischen Zellteilungen sind dieselben, die oft genug an Drüsen beobachtet wurden.

Plate hat eine andere konstruktive, durch schematische Zeichnungen erläuterte Ableitung der Büschellunge versucht, die auch in Lang-Heschelers Bearbeitung übergegangen ist. Da sie, meiner Meinung nach mit Unrecht, von der kleinen Mantelhöhle ausgeht, aus der Atemröhren in einzelne Sinus hervorsprossen sollen, bis sich dann die Sinus zu einem gemeinsamen Raume zusammenschließen, habe ich auf die ausführliche Wiedergabe verzichtet.

Anhang. Neuerdings hat Bourne eine interessante Parallele geliefert zu der lokalen Sonderung der Atem- und Schleimzellen.*) Bei dem Prosobranch *Incisura (Scissurella) lytteltonensis* sind die Kiemenblätter, so weit der Wimperstrom reicht, nur mit Atemzellen besetzt. Die secretorischen Zellen sind ans periphere Ende gedrängt, wo sie sackförmige Schleimdrüsen bilden. *Scissurella* ist so altertümlich, wie die Janellen. Beide hatten Zeit, sich in der von ihnen eingeschlagenen Richtung besonders zu differenzieren.

*) G. C. Bourne, On the anatomy and systematic position of Incisura (*Scissurella*) lyttletonensis. Quart. journ. of micr. sc. 55, 1910.

Die beschalten Stylommatophoren.

Das Gehäuse bestimmt rein mechanisch oder physiologisch die Lage der Lunge: Der Enddarm liegt in der Sutur, die Lunge daneben, neben dem After liegt das Pneumostom; die der Schale anliegende, an ihr sich verschiebende und sie nie verlassende Mantelfläche der Lunge ist die vascularisierte Atemfläche; ihre Gefäßräume führen im Hintergrunde in die Vorkammer des Herzens. Alles übrige scheint gleichgültig, wenn man noch die histologische Ausbildung, die Ausstattung des Pneumostoms mit Wimperepithel und die Abflachung des Atemepithels zu einem dünnen, permeablen Häutchen ausnimmt. Morphologisch gleichgültig ist also die Beziehung zu den Nachbarorganen, von denen nur die Niere durch den Renopericardialgang an den Herzbeutel gebunden ist. Daß die vordringende Lungeneinstülpung ihr einen sehr verschiedenen Platz angewiesen hat, ist oben erörtert. Bei *Paryphanta* greift nach Beutler die Lunge im Hintergrunde selbst über Pericard und Niere hinweg, so daß diese unter den Lungenboden zu liegen kommen und der Porus des allein ausgebildeten primären Ureters gerade in den letzten Winkel. Weitere Angaben über die Tiefe der Lungenhöhle s. o. Der Wechsel der übrigen Grenzen gegen die Leber, die Eiweißdrüse und den Darm, die in der Peripherie anstoßen, scheint noch nicht Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen zu sein; am Lungenboden oder Diaphragma finden sowohl bei der Ein- und Ausstülpung der Schnecke, wie während des Wachstums, beständig Lageveränderungen statt, ohne Belang für unser Organ.

Semper nahm einen Anlauf, die eigentliche Atemfläche, das Dach der Lungenhöhle morphologisch zu gliedern, indem er die Spindelfläche und die Darmfläche der Lunge unterschied und als Grenze zwischen beiden die Hauptlungenvene nahm, die der Vorkammer zustrebt. Die wichtigsten Differenzen zeigt Textfig. 144. Bei den Schnecken, bei denen eine gerade gestreckte Niere oder ein nicht geknickter Ureter die Lunge durchzieht, würde dann noch ein indifferentes Feld zwischen Niere und Enddarm übrig bleiben, bei Stylommatophoren so gut, wie bei Basommatophoren (*Limnaea*, *Planorbis*, *Auricula*, *Partula*, *Buliminus*). Indessen sind wir vorhin schon der Auffassung begegnet, daß auch die Gefäße dieses Feldes, selbst da noch, wo sie auf dem Wege zum Herzen eine dünnwandige Niere passieren, sich in schwächerem Grade an der Respiration beteiligen mögen (s. o.). Eine weitere morphologische Zerlegung scheint daher aussichtslos.

Wichtiger ist natürlich die Ausbildung des eigentlichen Atemareals, die mit der Vorwölbung und Verdichtung der Lacunen gegebene Vergrößerung der Oberfläche. Die allgemeine Regel ist wohl die, daß das Gefäßnetz in der Nähe des Pneumostoms am dichtesten und engmaschigsten, ist und daß es nach dem Hintergrunde, dem Herzen zu, allmählich abklingt. Ebenso scheint die Verdichtung, die Zahl der Maschen also, mit der absoluten Größe der Tiere zuzunehmen. Darüber aber, ob

und inwieweit innerhalb der einzelnen Gruppen Besonderheiten stattfinden, fehlt eine planmäßige Untersuchung. Höchstens kann man wohl noch die Tatsache feststellen, daß bei den Gehäuseschnecken eine weitere Komplikation, die durch stärkere sekundäre Erhebung der Atemgefäße und

Fig. 144.

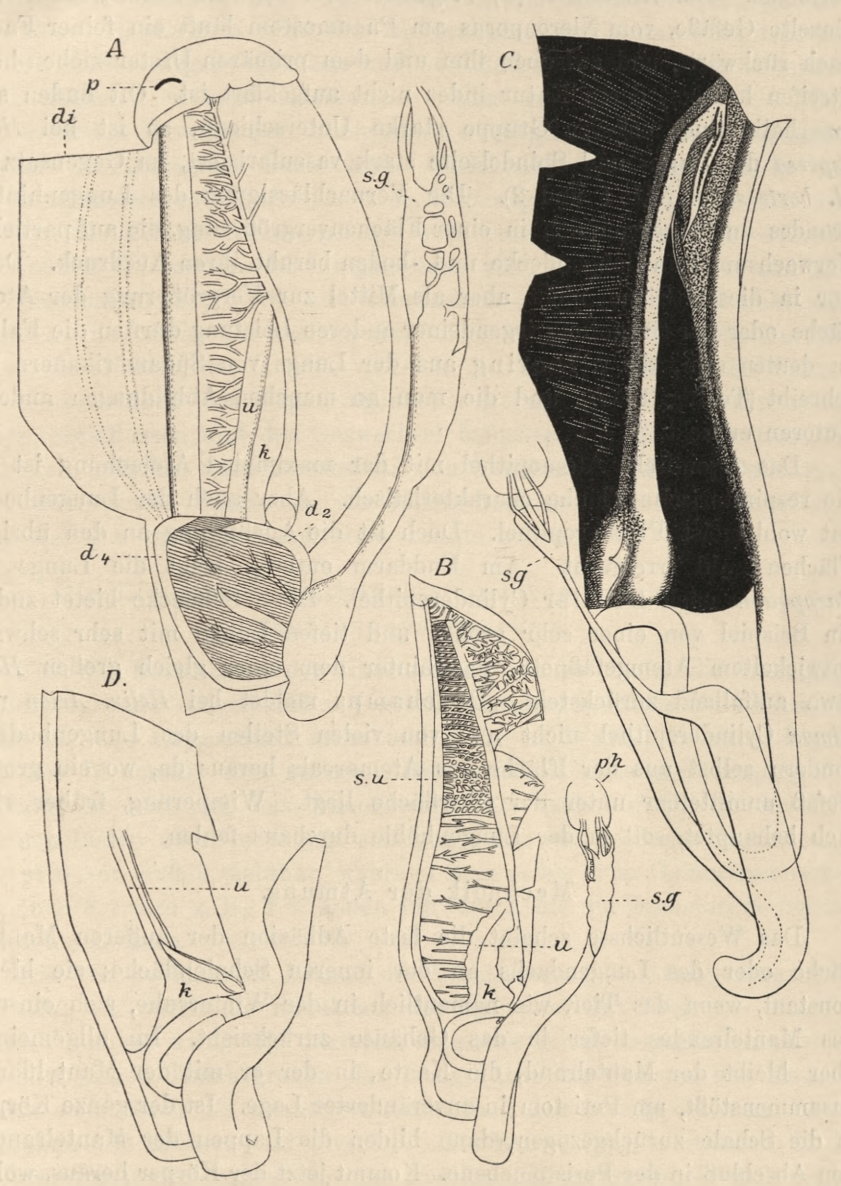
Pallialorgane von A. Buliminus radiatus. B. Glandina. C. Succinea.

Spindelfläche
Darmfläche der Lunge
Niere
Primaerer
Secundaerer Ureter.
Enddarm

alveoläre Gruppierung zu einer schwammartigen Struktur des Atemgewebes führt, noch nicht eingetreten ist; es bleibt auf die flächenhafte Entwicklung beschränkt. Die Beschreibungen im einzelnen entbehren meist der systematischen Durchführung. Von Raubschnecken gibt Strebel Bruchstücke der Lunge von *Streptostyla* und *Glandina*, die eine große Übereinstimmung mit tiefen Helicidenlungen zeigen insofern die

Vascularisierung nach hinten abnimmt. Das Gegenteil kann man etwa aus M. Woodwards Abbildung von *Natalina caffra* herauslesen. Eine Anzahl genauer Bilder geben Pilsbry und Vanatta (Textfig. 145).

Fig. 145.



Pallialorgane nebst Darmtractus von *A. Sonorella huchitana.* *B. Rumina decollata.* *C. Achatinella Dolei.* *D. Partula rosea.* d_2, d_4 zweiter und vierter Darmschenkel. *di* Diaphragma (von den Autoren fälschlich als Mantel bezeichnet). *k* Niere, *p* Pneumostom. *ph* Pharynx. *s.g* Speicheldrüsen. *s.u* sekundärer Ureter. *u* Ureter. Nach Pilsbry und Vanatta.

Bei *Sonorella* (*A*) beschränkt sich das Atemareal streng auf das Feld zwischen Niere und Enddarm, eine Darmlunge nach Semper. Bei *Rumina* (*B*) reicht es beiderseits weit nach hinten. Bei *Partula* (*D*) läßt sich die Lungenvene bloß bis zu dem weit hinten gelegenen Nierenporus verfolgen. Bei *Achatinella* (*C*) zeigt der tief schwarze Mantel nur vereinzelte Gefäße, vom Nierenporus am Pneumostom läuft ein feiner Faden nach rückwärts, und zwischen ihm und dem primären Ureter ziehen helle Streifen herüber, deren Natur indes nicht aufgeklärt ist. Oft finden sich innerhalb einer engeren Gruppe starke Unterschiede, so ist bei *Helix aspersa* die Darm- und Spindelseite stark vascularisiert, im Gegensatz zu *H. hortensis* (XXII 1 und 2). Die Vernachlässigung des Lungenhintergrundes findet gelegentlich in einer Flächenvergrößerung, die auf partieller Verwachsung von Lungendecke und -boden beruht, ihren Ausdruck. Denn nur in diesem Sinne, nicht aber als Mittel zur Vergrößerung der Atemfläche oder zur Steigerung irgendeiner anderen Leistung dürften die Falten zu deuten sein, die v. Ihering aus der Lunge von Südamerikanern beschreibt (Textfig. 136 *B*), und die man an manchen Abbildungen anderer Autoren erblickt.

Das eigentliche Atemepithel mit der maximalen Abflachung ist für die respiratorische Fläche charakteristisch. Aber auch der Lungenboden hat wohl meist Pflasterepithel. Doch ist die Ausbildung an den übrigen Flächen wohl irrelevant. Am Enddarm entlang trägt die Lunge bei *Paryphanta* nach Beutler Cylinderepithel. Diese Schnecke bietet zudem ein Beispiel von einer sehr großen und tiefen Lunge mit sehr schwach entwickeltem Atemgefäßnetz, das hinter dem einer gleich großen *Helix* etwa auffallend zurücksteht. Deschamps meldet bei *Helix*, *Arion* und *Limax* Cylinderepithel nicht nur von vielen Stellen des Lungenbodens, sondern selbst aus der Fläche des Atemareals heraus da, wo ein großes Gefäß unmittelbar unter der Oberfläche liegt. Wimpernng, früher vielfach behauptet, soll in der Lungenhöhle durchaus fehlen.

Mechanik der Atmung.

Das Wesentlichste scheint die feste Adhäsion der äußeren Mantelfläche oder des Lungendachs an der inneren Schalenfläche; sie bleibt konstant, wenn das Tier, wie namentlich in der Winterruhe, sich einschl. des Mantelrandes tiefer in das Gehäuse zurückzieht. Im allgemeinen aber bleibt der Mantelrand, die Kante, in der er mit der Mantelfläche zusammenstößt, am Peristom in unveränderter Lage. Ist der ganze Körper in die Schale zurückgezogen, dann bilden die Lappen des Mantelrandes den Abschluß in der Peristomebene. Kommt jetzt der Körper heraus, wobei der Mantelrand nach wie vor die gleiche Ebene innehält, so muß sich das Pneumostom öffnen, und das Volumen des ganzen ausgestreckten Kopfes und Fußes muß durch eine gewaltige Erweiterung des Lungenraums ausgeglichen werden. Das ist der gründlichste Atemzug, den das Tier vollführt, und

er fällt zusammen mit dem Augenblick, wo es sich zur Locomotion anschickt, also mit dem Augenblicke, wo der stärkste Sauerstoffverbrauch einsetzt. Wie sich weiter im einzelnen der Luftwechsel vollzieht, wieviel dabei auf die Cilien des Pneumostoms, wieviel auf Organverschiebungen entfällt, muß vorläufig mehr erschlossen werden. Es leuchtet ein, daß das muskulöse Diaphragma oder der Lungenboden durch seine Kontraktion auf die Nachbarorgane drücken und den Raum der Atemhöhle erweitern muß, während er beim Nachlassen wieder zusammenschrumpft. Doch sind derartige Bewegungen bisher kaum verfolgt. Die ruhende Schnecke braucht den geringsten Gaswechsel. Gleichwohl sehen wir auch bei ihr oft das Atemloch geöffnet. Die feine, siebartige Durchlöcherung, das sog. Fenster des Schleimdeckels genügt wohl zum Austausch. Ob während der tiefsten Winterruhe die Lungenwände völlig zusammenfallen und alle Luft herausdrängen, bleibt zu untersuchen. Im übrigen muß wohl jede sekundäre Bewegung der wachen, also kriechenden Schnecke, jedes Zurückziehen der Fühler, des Kopfes, vielleicht auch die Peristaltik des Darms, das Hervorstülpen der Begattungswerkzeuge u. dergl. das Volumen der Lunge beeinflussen und den Gaswechsel befördern mit derselben Unregelmäßigkeit, mit der das Pneumostom sich öffnet und schließt. Dabei muß jeder entstehende Spaltraum die allein konstant bleibende Atemfläche mehr freilegen und der Respiration zugute kommen.

Die Limaciden, Halbnacktschnecken und nackten Raublungenschnecken.

Für die Beurteilung der Nacktschneckenlunge dürfte die Erwägung im Vordergrunde stehen, daß mit der Reduktion der Schale die Adhäsionsfläche für das Lungendach mehr und mehr in Wegfall kommt. Damit wird die Mechanik eine andere. Die ausschließliche Bevorzugung der Mantelfläche hört auf, das Atemgewebe tritt auch auf die Seitenwände und den Boden über, es drängt sich gegen das weit geöffnete Pneumostom und wird von außen sichtbar, während man es bei einer Gehäuseschnecke, bei einer *Succinea* z. B., von außen nur durch die durchscheinende Schale wahrnehmen kann.

Als zweites Moment kommt die Verkleinerung des Lungenraums in Betracht, die durch die Reduktion der Spira auf den Kreis des Mantelschildes bedingt wird. Sie dürfte in doppelter Weise ausgeglichen werden, entweder durch Hinausgreifen der Lunge über die Grenzen des Mantelrandes oder durch die intensivere Ausbildung des Atemgewebes zu einem Schwamm von Löchern und Alveolen. Die Entwicklung in letzterem Sinne steht wieder in Abhängkeit von der absoluten Körpergröße, so daß kleine Arten eines Genus eine gewöhnliche Lungenfläche, große Arten derselben Gattung einen dicken Schwamm haben können. Diese Steigerung wird um so notwendiger, als der Atemraum durch mannichfache Umlagerung und Zusammenschiebung von Pallialorganen noch weiter verengert wird,

namentlich Niere und Pericard drängen sich vor unter den Schalenrest und lösen sich mehr und mehr von der Decke los, von der sie schräg oder senkrecht herabhängen und nunmehr auch die Seitenwand der Lungenhöhle bilden helfen. Mit dem Wegfall der Schalensutur fällt auch die feste Lagebestimmung für das Pneumostom fort, es liegt jetzt an der Peripherie eines Kreises. an der es bald weiter vorn sich befindet, bald, je nach den Gruppen, nach hinten rückt (Detorsion) und damit den Ureter in eine Endschlinge legt, die abermals verengernd wirkt auf das Lumen der Lunge. So wird die Lunge vielfach zu dem Teil einer Kreisfläche, aus der durch einen kleineren exzentrischen Kreis, dessen Centrum dem Pneumostom näher liegt, oder durch ein schmäleres längliches Feld von hinten her ein Stück herausgeschnitten ist, es entstehen gewissermaßen zwei Flügel des Lungenraums, hinten vom Pneumostom zwischen die Ureterschenkel, der größere gerade vorn um die Lunge herum. In ihm pflegt das Atemgewebe bald nachzulassen, so daß seine hintere Hälfte glatte Wände aufweist.

Die Halbnacktschnecken bilden den natürlichen Übergang in verschiedener Weise. Formen, wie *Parmarion* oder *Hyalimax*, bei denen noch eine festere und ausgedehntere Schalenplatte vorhanden ist, lassen sich einfach den Gehäuseschnecken anreihen. Eine besondere Stellung nimmt Ostracolethe ein, trotzdem ihre Pallialorgane noch ungenügend bekannt sind. Wiewohl sie über dem Eingeweidebruchsack nach Art einer Gehäuseschnecke noch eine zusammenhängende große Schale hat, so bedingt doch deren Reduktion auf ein dünnes Periostracum und die Zusammendrängung des Kalks auf eine schmale feste Platte eine ähnliche Verengerung des Atemraums, die Lunge scheint zu einer Röhre geworden, die vielleicht den Übergang zu den Janelliden anbahnt (s. o).

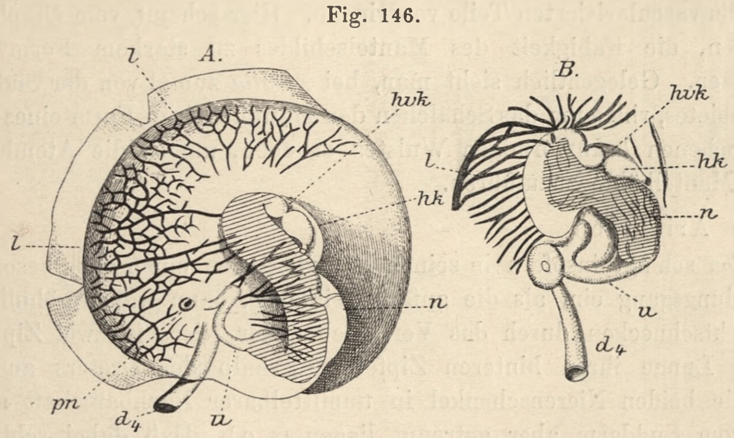
Kleine Limaciden, die Ackerschnecken, *Limax*, *Metalimax*, *Amalia* haben den üblichen Gefäßbaum an der Decke, die Hauptverzweigung neben dem Pneumostom (XXIII, 7). Unterschiede bestehen in dem Überwiegen einiger besonderen Äste und in dem Übergreifen auf den Flügel zwischen den Ureterschenkeln und auf die Niere. Bei den großen Limax-Arten aber steigert sich das Atemgewebe zum Lungenschwamm, und vom ersteren bilden Calugareanu und Dragoin (l. c.) einen Querschnitt ab. Ein äußerst reiches Gefäßnetz an der ganzen Lungendecke, z. T. stark schwammig entwickelt, zeigen die großen Paralimaxarten, bei denen auch der enge rechte Flügel sowohl am Dach wie an den Seitenwänden und am Boden ein dichtes Netzwerk trägt. Wiewohl bedeutend kleiner, hat doch auch das gleichfalls kaukasische *Monochroma* (XXIII, 9) einen weitausgreifenden Gefäßbaum am Dach des Hauptraums, dazu kommen weitere Verzweigungen im rechten Flügel und durch den ganzen linken überall auf das Dach beschränkt. Sie sammeln offenbar das oxydierte Blut und senden es durch die Niere zum Herzen. Beim *Paralimax* fällt die weit über die Schale hinausgreifende Schalentasche auf, die zu der gleichen

Ausdehnung der Atemfläche in Korrelation zu stehen scheint. An *Monochroma* kann man die großen Arten von *Gigantomilax* anreihen (XXIII, 8), bei denen die sekundären Sammelvenen mit ihren Verzweigungen hinter denen von *Monochroma* zurückbleiben, trotzdem die Tiere wesentlich robuster sind. Ein gutes Beispiel für die Abhängigkeit zwischen Atemgewebe und Körpergröße liefern die beiden Verwandten *Parmacella* und *Parmacelilla*. Die kleine Raubschnecke hat zwar auch bereits eine relativ reiche Vascularisierung am Lungendach (XXIII, 7), aber bei der großen *Parmacella* wird ein starker Schwamm daraus, und zwar der stärkste, der überhaupt bei Mollusken vorkommt (XXIII, 4).

Andererseits kommen doch auch innerhalb dieser Gruppe bestimmte systematische Differenzen vor. So hat *Parmacella* am Pneumostom das dicke Schwammgerüst, im rechten Lungenflügel zwischen den Ureterschenkeln ist es ringsum, von der Decke bis zum Boden, gut entwickelt, im großen linken Flügel beschränkt es sich auf das Dach und klingt nach hinten allmählich aus. Bei *Urocyclus* dagegen, wo zunächst das Schwammgerüst weniger entwickelt ist, bleibt zwar die Verbreitung des Atemareals dieselbe, doch so, daß es links am Dach ungeschwächt bis zum Hintergrunde ausgebildet ist und ganz scharf abschließt (XXIII, 6).

Die auf den Kaukasus beschränkten limacoiden Raublungenschnecken mit dem verkleinerten Mantel haben zunächst die Merkwürdigkeit, daß

Fig. 146.



Pallialorgane von *A. Phrixolestes*. *B. Hyrcanolestes*. d_4 Enddarm. *hk* Herzkammer. *hvh* Herzvorkammer. *l* Lunge. *n* Niere. *pn* Pneumostom. *u* Ureter. Nach Simroth.

ihre Lunge über dessen Grenzen hinausgreifen muß. Da die Umrisse des Diaphragmas kaum von denen der Limaciden abweichen, liegt der Gedanke nahe, daß ihre Lunge die Grenzen des ursprünglichen Mantelschildes der limaciden Vorfahren bewahrt haben. Der naheliegende Einwurf, daß das Pneumostom nicht mehr am Rande des Lungendachs liegt, wird leicht zurückgewiesen durch die Überlegung, daß es sich mit dem

Schrumpfen des Mantels zugleich verschieben mußte. Immerhin fällt an an der Vascularisierung die starke Abweichung auf. Am geringsten ist sie vielleicht bei *Trigonochlamys* (XX 5), bei der sowohl die Decke wie der größte Teil des Bodens respiratorische Struktur zeigt. Noch strebt eine Hauptvene aus der Umgebung des Pneumostoms dem Herzen zu, außerdem aber entwickelt sich eine ganze Reihe von Sonderzügen. Bei *Pseudomilax*, noch mehr bei *Hyrcanolestes* und *Phrixolestes* (Textfig. 146) streben viele Sammelvenen gesondert für sich am Lungendach der Niere und dem Herzen zu. *Selenochlamys* mit dem minimalen Mantel muß bereits die Niere, noch mehr die Lunge relativ weit über dessen Umfang ausdehnen. Ich sah das Herz hinter der Niere, die Lunge in geringer Ausdehnung vor und über ihr, mit einem Zipfel bis nach hinten herumgreifend.

Es versteht sich von selbst, daß alle diese Verschiebungen, bei denen das Herz nach vorn, der Lungenflügel zwischen den Ureterschenkeln nach hinten rückt, in bezug auf diesen Raum wenigstens Opisthopneumonie bewirken; auf den Ausdruck kommt nichts an.

Mechanik der Atmung.

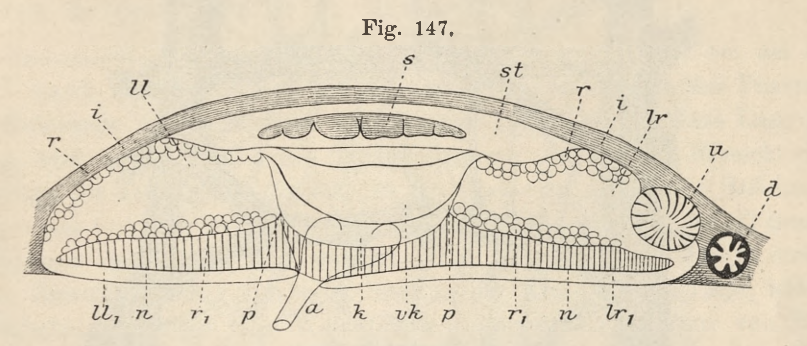
Die möglichste Erweiterung des Pneumostoms, möglichstes Herandrängen der vorderen Atemfläche sind die Hauptbedingungen für den Gaswechsel. Damit aber würde die Luft nicht bis in die entfernteren, oft gleichfalls vascularisierten Teile vordringen. Hier scheint, vom Diaphragma abgesehen, die Fähigkeit des Mantelschildes zu starkem Formwechsel einzusetzen. Gelegentlich sieht man, bei *Amalia* zumal von der Südgrenze ihres Gebietes, rings um das Schälchen den Mantel sich in Form eines hinten unterbrochenen kranzförmigen Wulstes erheben, um so die Atemluft der ganzen Mantelhöhle zuzuführen.

Die Arioniden.

Arion schlägt insofern in seinen Pallialorganen einen ganz besonderen Entwicklungsgang ein, als die anfangs einfache, dann wie gewöhnlich bei den Nacktschnecken durch das Verschieben der Niere in zwei Zipfel gespaltene Lunge ihren hinteren Zipfel außerhalb des Ureters ausdehnt, daher die beiden Nierenschenkel in unmittelbarer Nachbarschaft an der Niere, vom Enddarm aber getrennt liegen (s. o.). Daß dabei schließlich die beiden Lungenflügel die Niere bis zur gegenseitigen Berührung und Verschmelzung umfassen, so daß der Atemraum einen geschlossenen Ring bildet, ist eine sekundäre Steigerung. Charakteristisch ist die vordere Lage des Pneumostoms, sowie die Kürze der Strecke, auf welche sich der Enddarm an die Lunge und den Mantelrand bindet. Bei der Atmung sieht man das Pneumostom weit geöffnet und den Lungenschwamm ihm möglichst genähert. Die Schnecke ist aber auch befähigt, Luft tiefer in die Lungenhöhle hineinzuziehen, wie die oft unregelmäßig buckel- oder wulstförmige Emporwölbung des Mantelschildes beweist.

Anadenus schließt sich an *Arion* an, wenn man etwa annimmt, daß sich die Niere gesenkt und als flacher Kegel auf dem Lungenboden oder Diaphragma ausgebreitet habe, ohne mit ihm zu verwachsen. Daß ein wesentlicher Unterschied besteht, insofern der Ureter nicht geknickt ist, wurde oben erörtert. Wie angenommen werden darf, hat der hintere rechte Lungenflügel bei *Arion* die Öffnung des primären Ureters (die Knickstelle des fertigen Harnleiters) mit nach hinten geschoben, so daß der sekundäre Ureter, zunächst als Rinne, nötig wurde; bei *Anadenus* ist er dagegen am Ureter vorbeigezogen, ohne ihn zu beeinflussen. Die beiden Lungenflügel stoßen schließlich ebenso zusammen und verschmelzen zu einer kreisförmigen Lunge; von der Scheidewand bleibt wieder ein Stückchen erhalten, hinten, wo links vom Herzen ein dünnes Septum sich von hinten her zwischen Diaphragma und Nierenboden ausspannt, um

Fig. 147.



Schematischer Querschnitt durch die Mantelorgane von *Anadenus*. *a* Aortenwurzel. *d* Enddarm. *i* Integument. *k* Herzkammer. *ll* oberer linker Lungenraum. *lr* oberer, lr_1 unterer rechter Lungenraum. *n* Niere. *p* Pericard. *r* respiratorisches Gewebe. *s* Schale. *st* Schalentasche. *u* Ureter. *vk* Vorkammer. Nach Simroth.

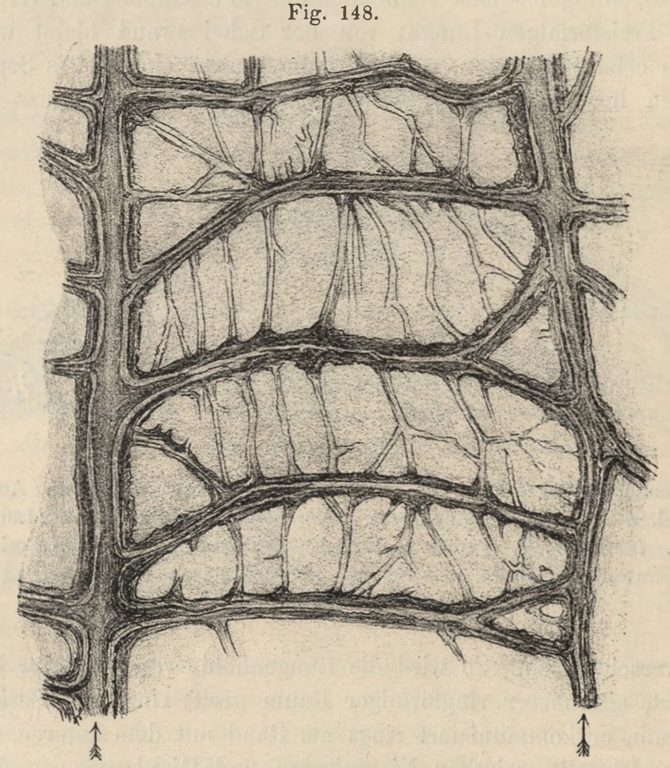
bald zu verschwinden. So wird die Lungenhöhle von *Anadenus* besonders kompliziert, ein oberer ringförmiger Raum greift rings um Pericard und Niere herum, er kommuniziert rings am Rand mit dem unteren, der einen Spaltraum darstellt zwischen Nierenboden und Diaphragma und nur am Hinterrande durch das Septum eine kurze Unterbrechung erleidet. Die Luft tritt nur in den oberen Raum ein, wo sich das Atemgewebe als starker Schwamm an der Decke, d. h. am Mantel und am Boden, d. h. auf der oberen Nierenwand ausbreitet, wie denn auch die großen Arionarten entsprechende Neigung zur Schwammbildung bekunden.

Die zahlreichen amerikanischen Arioniden folgen, soweit bekannt, im Bau der Lunge unserem *Arion*. Für *Ariolimax* zeichnen Pilsbry und Vanatta ein starkes Gefäßnetz an der Decke lediglich vor der Niere. *Oopelta*, die im Bau der Niere und des einfachen Ureters mehr *Anadenus* gleicht, hat doch die Lunge nicht zum Ring geschlossen, ja nur der eine dem Ureter abgewandte Flügel ist respiratorisch, er greift weit vorn rechts

herum um die Niere, das Atemgewebe, in der Fläche entwickelt, beschränkt sich auf die Decke und reicht bei einer Form bis in den äußersten Winkel hinter der Niere, bei einer anderen endet es etwas früher. Die Gefäßverzweigung erinnert an die kaukasischen Raublungenschnecken, insofern als die Hauptvenenströme dem Atrium des Herzen zustreben, ohne sich vorher in einen Stamm zu vereinigen (XXIII, 3).

Philomycus endlich stellt einen eigentümlichen Typus dar insofern, als das Diaphragma als Boden der Schalentasche sich über den ganzen Rücken erstreckt, die Lunge aber sich auf die Umgebung des Pneumostoms

Fig. 148.



Aus der Lunge von *Philomycus*. Original.

und der Niere beschränkt. Hier kann sich die Einstülpung ohne die peripherische Begrenzung frei entwickeln. Sie ergibt einen Sack, der mit zwei Flügeln die Niere umfaßt, ohne daß sie hinter ihr wieder zusammenstoßen. Der größere vordere Raum, der vorn nach hinten sich hinüberschlägt, endet in einem freien Blindsack am weitesten nach hinten, der kleinere zieht weniger weit rechts, gerade nach hinten (XXIII, 1 u. 2). Beide Säcke sind in ihrer ganzen Fläche vascularisiert, am dichtesten der rechte. Eine Anzahl Venenstämme streben unabhängig voneinander dem Herzen zu, die des rechten Flügels haben dabei die Niere zu passieren. Die Wände des Sacks geben gute Gelegenheit, die Gefäße zu studieren (Textfig. 148).

Zwei Stämme zeigen durch ihre Verjüngung in entgegengesetzter Richtung, daß sie verschiedene Bedeutung haben, der eine als Arterie, der andere als Vene. Sie sind durch Quergefäße regelmäßig verbunden. Dazu kommt eine Anzahl schwächerer Gefäßverbindungen in verschiedener Richtung, zum großen Teil den Hauptstämmen parallel. Auch sie kommunizieren vielfach untereinander. Eine Anzahl aber von ihnen geben kurze Zweige ab, die plötzlich aufzuhören scheinen. Sie können ihr Blut nur in lacunäre Räume unter dem Atemepithel ergießen oder aber es von dort aufnehmen, je nachdem sie einer Arterie oder Vene angehören.

Bemerkt mag noch werden, daß nach anderen Darstellungen der Lungensack einheitlich vor der Niere liegt, ohne die hintere Ausstülpung, so bei *Ph. australis* nach v. Ihering. Ich habe mich auf die japanische Art beschränkt, die ich am genauesten untersuchte.

Die Testacelliden.

Daudebardia, Libania und *Testacella* bilden eine Reihe, bei der die Schale durch die Ausbildung des Vorderkörpers, namentlich des Pharynx, ans Hinterende und schließlich vom Rücken aus in eine steilere Lage gedrängt wird unter allmählicher Größenabnahme. In letzterer Hinsicht sind allerdings die Testacellen für sich in eine Reihe zu ordnen, so daß bei *T. Maugei* das Gehäuse noch den halben Rücken bedeckt und bei *T. Gestroi* das Extrem der Verkürzung erreicht. Ein zweiter Punkt, der in mehrfacher Hinsicht wichtig erscheint, liegt in der Konstanz der Lage, welche die Schale gegenüber den Weichteilen einnimmt. Jede Spur von Ein- und Ausstülpung hat aufgehört, der Peristomrand liegt fast in dem Falz des Mantelrandes, jede Verschiebung der Mantelfläche gegen die Schale ist ausgeschlossen. Damit wird der Mantelbruchsack in seinen Umrissen fixiert, und die Pallialorgane sind gezwungen, bei ihrer Vergrößerung aus ihm herauszutreten. Bei *Daudebardia* erfüllt noch ein Leberläppchen die Gehäusespitze, bei *Testacella* ist die Leber ganz aus der Schale nach vorn verdrängt, und in die Schalenspitze ist die Lunge vorgedrungen.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Daudebardien (einschl. *Libania*) und den Testacellen liegt in der stärkeren Einstülpung der Mantelhöhle bei den letzteren. Das Pneumostom der Daudebardien liegt, wie gewöhnlich, frei im Mandelrand, wo der übliche Pneumostomschlitz einen vorderen (d. h. linken) und einen hinteren (d. h. rechten) Nackenlappen scheidet. Bei den Testacellen dokumentiert sich die Neigung zu stärkerer Retraktion der Lunge durch die Vertiefung der Mantelhöhle zu einem peripallialen Raum, in dessen Grunde erst das Pneumostom, das jetzt als einfache, kaum durch einen besonderen Sphinkter umschlossene Öffnung erscheint, den Übergang von der Mantelhöhle in die Lungenhöhle vermittelt. Der peripalliale Raum, der sich unter dem Peristomrand der Schale bis nach links hinüberschlägt, ist rechts am tiefsten und kann hier zu einer Höhle völlig abgeschlossen werden, indem der Mantelrand

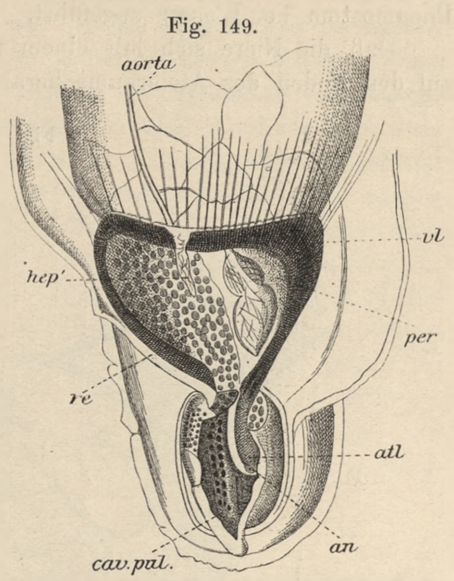
sich fest auf das benachbarte Integument preßt. Ja diese Höhle kann einen neuen Ausgang gewinnen am Vorderrand der Schale, wo in der Medianlinie des Rückens Nacken- und Genitalrinnen gemeinsam entspringen. Die kontrahierte und gereizte Schnecke vermag die Exspirationsluft, die mithin den peripallialen Raum oder die Mantelhöhle vom Pneumostom aus durchstreichen muß, an dieser Stelle, wo die erwähnten Schleimrinnen eine Vertiefung bilden, herauszublasen. Sie läßt dann den Schleim blasig aufquellen, vielleicht als ein besonderes Verteidigungsmittel. Man könnte von einer zweiten Atemöffnung reden, wobei noch festzustellen bliebe, ob sie auch zur Inspiration gebraucht werden kann.

Mit dieser verschiedenen Ausbildung der Mantelhöhle hängt die wechselnde Lage der Leibesöffnungen zusammen. Bei *Daudebardia* nimmt ein etwas verlängerter Atemgang die aus Enddarm und Ureter verschmolzene Cloake auf, bei *Libania* ist die Cloake völlig vom Atemgang getrennt, bei *Testacella*, welcher der sekundäre Ureter fehlt (s. o.), mündet der After unmittelbar hinter dem Pneumostom in die Mantelhöhle.

Bei *Daudebardia* und bei *T. Maugei* liegen Niere, Pericard und Atemgewebe noch einfach an der Decke der Lungenhöhle; bei den übrigen wölben sie sich vor, unter gleichzeitiger Erweiterung des Lungenraums über die Grenzen von Schale und Mantel hinaus, also in ähnlicher Weise, wie bei den Nacktschnecken. So kommen bei *Libania* Ureter, Niere und Pericard untereinander zu liegen, indem gleichzeitig die Lunge als schmaler Spaltraum rechts und links an den Seiten des Körpers herabzieht, so daß das Diaphragma eine von der Leber ausgefüllte Glocke bildet. Plate bezeichnet diese Erweiterung des Lungenraums als Luftsäcke, Lacaze-Duthiers redet von supplementären Räumen. Bei den Testacellen greift der Spaltraum nicht an der linken Körperseite nach hinten, sondern an der rechten, hier aber besonders weit, ventral bis über die Körpermitte hinüber, dazu dorsal und rechts seitlich, hier unter Umständen bis zur Längsmitte des Tieres, so daß man einen dorsalen, einen seitlichen und einen ventralen Luftsack unterscheiden kann. Sie bleiben nach Plate enge Spalten, nur bei jüngeren Tieren ergeben Querschnitte eine beträchtliche Erweiterung des seitlichen Sacks. Im Leben werden wohl allerlei Bewegungen der verschiedenen Organe auch gelegentlich Luft in die anderen Räume einsaugen, wie ja auf solche Wirkung wohl zum guten Teil die Entstehung der Erweiterungen zurückzuführen ist. Charakteristisch ist für die Testacellen die Nötigung, mit der Verkleinerung von Schale und Mantel für Herz und Niere Raum zu schaffen; sie springen nicht nur frei von der Decke in die Lunge vor, sondern dehnen sich auch nach vorn in den oberen Luftsack aus, und da kommt wieder eine Komplikation dadurch, daß der feste Mantelverschluß, mit der sekundären Atemöffnung auf dem Rücken, für die an der Haut darunter befestigten Organe eine Einschnürung setzt. Sie macht sich an der Niere sehr bemerkbar, während das Herz durch seine Pulsationen sich

wohl selbst befreit und vor den Mantelrand geschoben hat (Textfig. 149). So rücken diese Organe immer weiter nach vorn, während die Lunge oder doch das eigentliche Atemgewebe im Hintergrunde, d. h. in der Nachbarschaft des Pneumostoms zurückbleibt. Die Opisthopneumonie wird immer schärfer. Dazu tritt noch der Zug, den die mit dem Vorderkörper verlängerte Aorta ausübt; er unterstützt nicht nur die Verlagerung des Pericards, sondern bewirkt schließlich auch das Vorrücken des an der Aorta liegenden Ventrikels vor das mit dem Atemgewebe zusammenhängende Atrium. Das Atemgewebe tritt nicht in die Erweiterungen über, in der Nähe des Pneumostoms aber steigert es sich auch hier zum Schwammgerüst. Das Athemepithel ist flach nach der Norm. An den übrigen Teilen wechselt es in der Höhe, Flimmerepithel dient besonders zum Ausleiten des Harns. Höchst auffällig aber ist das Vorkommen von Calottenzellen auch außerhalb des Harnleiters. Doch kann daraus wohl um so weniger eine morphologische Konsequenz abgeleitet werden, als in derselben Familie auch Harnleiter sich finden mit einfachem Wimperepithel ohne Calottenzellen.

Fig. 149.



Testacella haliotidea. Lungenhöhle und Luftsack von oben geöffnet. *an* After. *atl* Atemloch. *cav.pul.* Lungenhöhle. *hep'* Leberzipfel. *per* Pericard. *re* Niere. *vl* vorderer Luftsack. Nach Plate.

Als höchst merkwürdiger Charakterzug lediglich der Testacellen ist früher bereits Plates Entdeckung einer echten osphradialen Leiste auf dem Boden der Lungenhöhle gewürdigt worden. Sie deutet wohl einerseits das altertümliche Wesen der Tiere an, andererseits legt sie die Vermutung nahe, daß hier, wo palliale Einstülpung besonders hervortritt, die ganze Lungenhöhle oder doch ein Teil von ihr als einfache Mantelhöhle zu gelten habe.

2. Adaptive Kiemen.

Neubildungen zum Zweck der Wasseratmung scheinen auf den Mantel beschränkt. Man kann sie in äußere und innere trennen, von denen die letzteren sich auf *Siphonaria* beschränken.

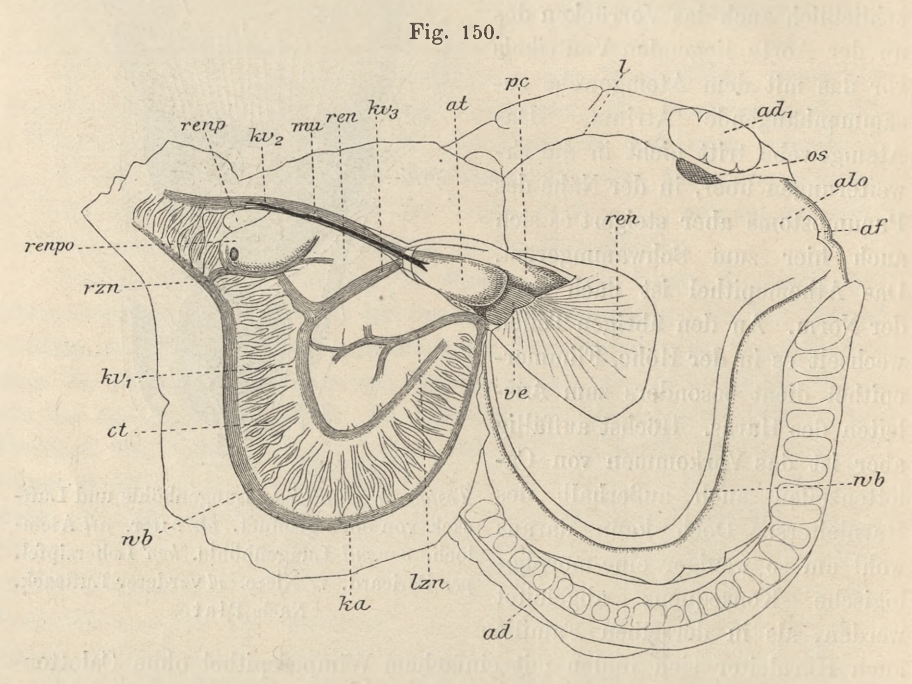
α) Die Atemhöhle von *Siphonaria*.

Unten den Beschreibungen von Quoy und Gaimard, Hutton, Haller, Köhler, Pelseneer ist die von Koehler die ausführlichste

und zeigt zugleich, daß zwischen einer Anzahl von Arten nur nebensächliche Unterschiede bestehen. Daß Luft in die Atemhöhle eintreten kann, zeigt Hutton. Der vordere Teil des Dachs des Raums, vor und auch noch hinter der Niere, dient dann als Lunge. Der Rinne, die sich am Hintergrunde am Dach ausspannt, wird durch zwei Wimperwülste vom Pneumostom her Wasser zugeführt. Im einzelnen etwa so (Textfig. 150):

Daß die Niere sich mit einem mehr weniger umfänglichen Lappen auf den Boden des Atemraums herabschlägt, wurde früher erwähnt. An

Fig. 150.



Siphonaria pectinata L. Das Dach der Atemhöhle ist vorn, rechts und hinten abgelöst und nach links hinübergeschlagen, das Pericard geöffnet. *ad* Schalenmuskel. *af* After. *alo* Atemloch. *at* Vorkammer. *ct* Kieme. *ka* zuführendes Kiemengefäß. kv_1, kv_2, kv_3 abführende Kiemengefäße. *l* Lunge. *lzn* linkes zuführendes Nierengefäß. *mu* Muskel in der Kiemenvene. *os* Osphradium. *pc* Pericard. *ren* Niere. *renp* Nierenpapille. *renpo* Nierenporus. *rzn* rechtes zuführendes Nierengefäß. *wb* Wimperband. Vergr. 6 : 1. Nach Köhler.

ihrem linken Rande liegt das Herz. Das Dach der Höhle trägt das übliche flache respiratorische Epithel und ist vor der Niere von Lacunen durchzogen, die vorwiegend von der vorderen Peripherie gegen die Niere zustreben, hinter der Niere bilden sie mehr ein maschiges Netzwerk. Hinter diesem Feld zieht der hinteren Peripherie entlang die sichelförmige Kieme vom Pneumostom bis zur linken Nierenspitze. Im hinteren Umfang verläuft der zuführende Blutsinus oder die Kiemenarterie, im vorderen die Kiemenvene. Beide sind nicht nur an der Kiemenspitze, sondern schon vorher durch eine Querbrücke verbunden, wie denn auch

von der sichelförmigen Kiemenvene verschiedene Venen, z. T. die Niere durchsetzend, dem Herzen zustreben. Ihr lacunärer Charakter ergibt sich aus Längsmukelbändern, die ihr Lumen durchziehen. Die Kieme besteht aus dreieckigen Blättern, deren Basis am Dach befestigt ist, während die Spitze frei in die Atemhöhle hineinhängt. Kleinere und größere Kiemenblätter wechseln miteinander ab. In der Jugend sind sie einfach, später vergrößert sich ihre Oberfläche durch sekundäre Falten. Unter der Kieme zieht, nahe dem hinteren Umfange der Atemhöhle, ein niedriges Wimperband entlang, das an der hinteren Nierenspitze auf das Dach übertritt und auf der Kiemenarterie gegen das Pneumostom zurückläuft. Koehler, der *Siphonaria* zu den Opisthobranchien stellen will, bemüht sich, die Kieme von deren gleichnamigem Organ abzuleiten. Liegt es nicht näher, die Parallele zu suchen in dem hinteren Lungenraum von *Planorbis corneus* (s. o.), wobei das Wimperband oben und unten den ganz ähnlich verlaufenden, den Raum abschließenden Hauptfalten entsprechen würde? Am auffallendsten ist es vielleicht, daß nach Plate bereits *Chiline* am Enddarm entlang eine solche Falte trägt, die im Hintergrunde der Atemhöhle auf den Mantel übertritt und an der Niere entlang wieder zum Atemloch zieht. Vermutlich liegt hier die Wurzel für die verschiedenen Vorkommnisse.

β) Äußere Kiemen.

Mantelanhänge, die zur Wasseratmung dienen, finden sich bei Basommatophoren und Oncidiiden.

Basommatophoren.

Wenige Basommatophoren scheinen besondere Einrichtungen zur Wasseratmung ganz zu entbehren, in erster Linie *Physa*, s. *Aplexa hypnorum*.

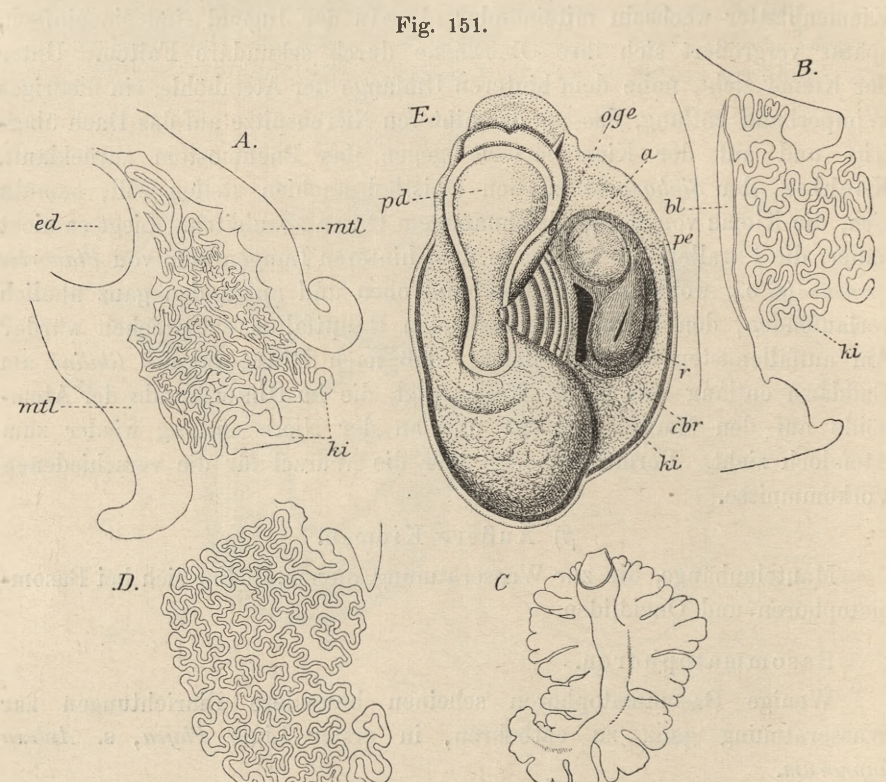
Bei den Ancyliden *Ancyclus* und *Gundlachia* ist anderseits der seitliche Mantellappen das einzige lokalisierte Respirationsorgan. Dafür, daß es auch in der Luft funktionieren kann, spricht vielleicht Leydigs Beobachtung, wonach *Ancylus* sich an Wasserfällen an Stellen aufhält, die nur gelegentlich Spritzwasser erhalten. Es kommt wohl nur auf die Sättigung der Luft mit Wasserdampf an, wie sonst in der Lungenhöhle.

Neben der Lungenhöhle entwickelt sich derselbe Mantellappen zum echten Atemorgan bei großen *Planorbis* und *Pulmobranchia* (*Isidora*). Bei *Planorbis* wird der ohrförmige Lappen groß, sobald das Tier unter Wasser kriecht. Dann sieht man an jedem Rande einen Sinus, beide miteinander durch ein Gefäßnetz verbunden. Man kann die Schnecke völlig unter Wasser erhalten bei genügender Sauerstoffzufuhr. Bei *Pulmobranchia* wird derselbe Lappen zu einer außerordentlich großen, dünnen und vielfach gefalteten Membran (Textfig. 151).

Miratesta, *Protancylus* und *Ancylus Moricandi* stellen eine andere Reihe dar, bei denen entsprechende Erweiterung des Lappens vorkommen, doch

ohne gleichzeitig vorhandene Lungenhöhle. Bei *Protancylus* haben wir den Querschnitt von Sarasins, die Kieme ist eine reich gefaltete Lamelle. Das Gleiche ist zu erschließen von *Ancylus Moricandi* nach der Totalansicht, die v. Ihering gibt. Bei *Miratesta* (Textfig. 151) ist es eine Anzahl Lamellen, deren Falten sich zwischen einander schieben. Sie stellen in-

Fig. 151.



Adaptive äußere Kiemen von Basommatophoren. *A.* Querschnitt durch die Kieme von *Miratesta*. *B.* von *Protancylus*. *C.* Kieme von *Pulmobranchia (Isidora)*. *D.* Querschnitt durch diese. *E. Ancylus Moricandi* von unten. *a* After. *bl* Sinus. *cbr* Mantelhöhle. *ed* Enddarm. *ki* Kieme. *mtl* Mantel. *oge* Geschlechtsöffnung. *pd* Fuß. *pe* Pericard. *r* Niere. *A* und *B* nach Sarasin. *C* und *D* nach Pelseneer. *E* nach v. Ihering.

sofern eine Abweichung dar, als sie über dem unteren Mantellappen aus der Haut entspringen.

Eine andere Kategorie bilden lokale Erweiterungen des Mantelrandes ohne Rücksicht auf die Lage des Afters und Pneumostoms. Hierher gehören die fingerförmigen, sehr kontraktilen Fortsätze des rechten und linken Mantelrandes, die sich bei *Physa* auf die Schale hinaufschlagen (Textfig. 152 *E*), und die ebenso kontraktile Erweiterung, die bei *Amphiplea* die ganze Schale bis auf einen freibleibenden Porus bedeckt (Textfig. 152 *B*).

Weiterhin kommt der ganze Mantelrand in Frage, der bei manchen Basommatophoren besonders reich vascularisiert ist. Von *Protancylus*

geben Sarasins einen entsprechenden Schnitt durch den gefalteten, überreich von Lacunen durchsetzten rechten Mantelrand. Nach André atmet *Ancylus* in erster Linie durch den Mantelrand. Hierher gehört wohl

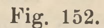
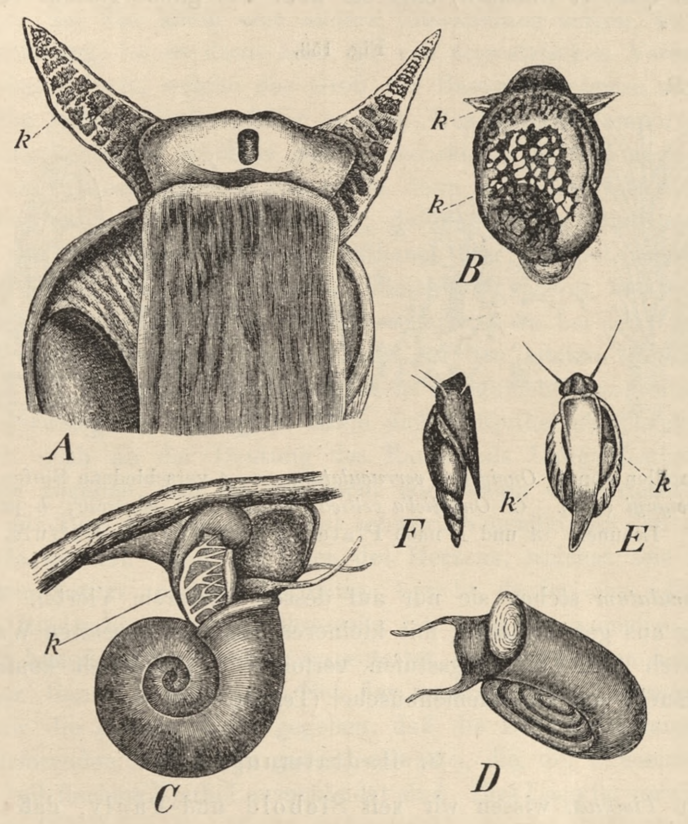


Fig. 152.



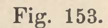
Palaearktische Basommatophoren. *A* Vorderende von *Limnaea stagnalis*, an der Oberfläche gleitend. *B Amplipeplea.* *C Planorbis corneus*, unter Wasser. *D* Derselbe, an der Oberfläche, mit geöffnetem Pneumostom. *E Physa fontinalis:* *F Physa* (*Aplexa*) *hypnorum.* *k* Adaptive Kiemen. Nach Simroth.

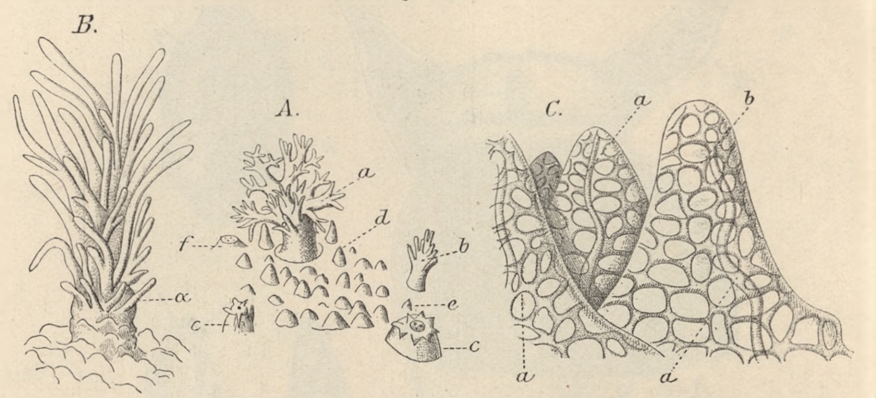
Limnaea. Von *Gadinia* giebt Pelseneer ebenfalls einen lacunenreichen Mantelrand an.

Oncidiiden.

Lediglich bei der Gattung *Oncidium* kommen Rückenwarzen vor, die mit dehnbaren, schlauchartigen Papillen besetzt sind und als Kiemenbäumchen gelten. Seit Cuvier bekannt, sind sie von Quoy und Gaimard, Bergh, Semper, Plate wieder beschrieben worden. Plate fand von 19 beschriebenen Arten 5 mit Kiemen ausgestattet. Dabei scheint nicht nur die absolute Größe des Tieres maßgebend, die ja notwendiger-

weise wegen des ungünstigen Verhältnisses zwischen Masse und Oberfläche zunächst zur Erweiterung der Atemfläche disponieren muß, sondern auch das viel kleinere *O. branchiferum* trägt etwa ein Dutzend solcher Kiemenbüschel am Hinterrande des Mantels. Bei *O. Peroni Cuv.* (= *O. tonganum Quoy et Gaimard*) sind sie über das ganze Notum verteilt, bei


Fig. 153.



Rückenpapillen von *A Oncidium verruculatum.* *a—e* verschiedene Stufen. *B. Oncidium Savignyi* (5 : 1). *C. Oncidiella celtica*, injiziert. *a* centrale, *b* peripherische Lacunen. *A* und *B* nach Plate. *C* nach Joyeux-Laffuie.

O. verruculatum stehen sie nur auf dessen letzterem Viertel. Ihre Entwicklung aus gewöhnlichen, mit kleineren Papillen besetzten Warzen läßt sich durch alle Übergangsstufen verfolgen. Schließlich kommen wohl 50 Schläuche auf ein Kiemenbüschel (Textfig. 153).

3. Hautatmung.

Von *Limnaea* wissen wir seit Siebold und Pauly, daß sie unter Wasser bei geschlossenem Pneumostom aushalten kann. Dann übernimmt die ganze Haut anscheinend die Respiration. Besonders ausgebildet für diesen Zweck erscheinen aber die breiten Tentakel, deren reiche Gefäßverzweigung bei helleren Exemplaren durchschimmert. Die beiden Randlacunen mit ihren Verbindungen geben eine typische Kieme (Textfig. 152 *A*).

Chiline ist eine Form, bei der das Hautepithel von dem der Mantelhöhle nicht abweicht. Dementsprechend soll die Atemhöhle für die Respiration nicht mehr Bedeutung haben, als das ganze Integument schlechthin.

Hier erhebt sich die schwierige Frage nach dem Wert des Epithels für die Atmung schlechthin. In welcher Struktureigentümlichkeit soll die Fähigkeit begründet liegen? Soll der Gaswechsel in der Luft so viel schwerer vor sich gehen, daß dazu erst die äußerste Abflachung des Epithels nötig ist, wie sie die Atemfläche der Lunge zeigt? Kann die dünne Schleimschicht, welche die Haut auf dem Lande feucht erhält,

Gase so wenig absorbieren, da doch wenigstens manche Autoren (s. o.) die Feuchterhaltung der respiratorischen Lungenfläche durch eingestreute Schleimzellen für unumgänglich nötig halten, und die letzten Enden der Lunge bei den Janelliden echte Schleimdrüsen sind? Wenn die Haut aber im Wasser die Atmung ohne weiteres vollziehen kann, und die adaptiven Kiemen in der Tat kaum eine andere Umwandlung zeigen, als stärkere Vascularisierung, ist es dann bloß die von terrestrischen Verfahren her ererbte Gewohnheit, welche das Groß der Basommatophoren zwingt, zur Respiration jedesmal schwerfällig an dem Wasserspiegel emporzusteigen? Wenn umgekehrt ein feuchtes und lacunenreiches Epithel auch auf dem Lande zur Atmung befähigt sein sollte, dann wäre die Haut der großen Limaciden, auch wohl die Arioniden, dafür geradezu prädisponiert, da sie auf den geringsten äußeren Lufthauch hin ein pulsierendes Spiel unterhält und Blutwechsel bewirkt. Gleichwohl scheint hier die Lunge unerläßlich. Die Frage spitzt sich am schärfsten zu bei den Vaginuliden. Wer mit Pelseneer ihre sogen. Lunge für den letzten Ureterabschnitt hält, muß die allgemeine Respiration dem Integument zuschreiben, wobei notwendigerweise die Sohle mit ihrem dicken Epithel ausscheidet. Aber wer auch noch an der Deutung des Raums als Lunge festhalten will, muß doch zugeben, daß ihr gar nicht oder kaum erniedrigtes und nur spärlich mit Blut versorgtes Epithel schwerlich genügt für den respiratorischen Gaswechsel. Und die Lage des Herzens, welches sein Blut aus dem dicken Notum und dem Perinotum bezieht, deutet eine solche Funktion der Rückenhaut an. Andererseits ist diese bei manchen Arten so dicht mit komplizierten Drüsen ausgestattet, daß dazwischen kaum respiratorischer Raum frei bleibt. Bei der australischen *Vaginula Hedleyi* schien mir die Lösung darin gegeben, daß die Drüsen zu langen, z. T. kommunizierenden Schläuchen geworden waren, die, der Drüsenzellen entbehrend, mit flachem Epithel ausgekleidet sind. Ihre Lage ist vorwiegend im Perinotum (XXII 5 u. 6). Plate widerspricht meiner Auffassung, weil er bei der chilenischen *V. Gayi* nur die gewöhnlichen Drüsen gefunden hat. Als ob das ein Beweis wäre! Er ist um so hinfälliger, als ich jene Schläuche ausdrücklich im Gegensatz zu den gewöhnlichen Drüsen gestellt hatte, die ich gleichzeitig von mehreren anderen Arten beschrieb. Höchstens wäre auf die nicht übermäßig günstige Konservierung der australischen Form hinzuweisen.*) Vielleicht ist es umgekehrt angezeigt, weiterzugehen und auch einem guten Teil der gewöhnlichen Drüsen respiratorische Funktion zuzuschreiben, denn sie sind Schläuche, von einem flachen Epithel ausgekleidet, das erst von subepithelialen Drüsen durchbrochen wird (s. o.) Die Verwendung auch nur des größeren Teils der Drüsenschläuche für die Respiration würde deren Fläche bedeutend erweitern. Die Atmung

*) Das Material war mir von Herrn Hedley nur feucht, in alkoholgetränkter Watte übersandt worden.

der Vaginuliden bietet noch breiten Raum für eine ausführliche Untersuchung in den Tropen, die um so wichtiger erscheint, als die großen *Vaginula*-Arten Brasiliens mit mehr als 50 g Körpergewicht aus Alkohol zu den schwersten Landschnecken schlechthin gehören.

Weiteres s. u. unter 4.

Rein historischen Wert hat die Hypothese Sochaczewers, wonach die Fußdrüse der Stylommatophoren als Geruchsorgan der Luft zugänglich wäre.

4. Die Atemgröße.

Exakte Bestimmungen über den Luftverbrauch während der Atmung liegen nur spärlich vor, wenn auch gerade aus früherer Zeit schon bestimmte Angaben stammen, die bereits Keferstein zitiert. Nach Treviranus braucht *Limax* in einer Stunde 0,27—1,94 ccm Sauerstoff, *Helix* 0,27—0,39. Der Atemprozeß ist sehr abhängig von guter Nahrung und zusagender Wärme.

Yung (1060) stellte die Zeit fest, welche einige Stylommatophoren aushalten können, bis sie ersticken, sei es durch Untertauchen in Wasser, sei es im Vacuum unter der Luftpumpe. Große Weinbergschnecken ertragen das Untertauchen besser als kleine, und beide sind während der Winterruhe widerstandsfähiger als während des Sommers. Große starben im Sommer spätestens nach 50 Stunden, im Winter nach 80—90 Stunden. *Arion* erstickt im allgemeinen schneller als *Helix*. Unter der Luftpumpe hält er 5 Tage aus. Ähnlich fand ich Vitrinen und Hyalinen in abgekochtem Wasser noch nach mehreren Tagen vollkommen lebensfähig (s. u.).

Marguerite Bellion*) konstatierte eine fortdauernde Abnahme in der Abgabe von Wasserdampf und Kohlensäure während der Winterruhe bei der Weinbergschnecke, wie schon früher Delacroix schnellere Kohlensäureabgabe bei steigender Temperatur auch bei eingedeckelten Schnecken konstatiert hatte. Anfangs fallen die respiratorischen Quotienten am schnellsten. In den Geweben häuft sich dabei Kohlensäure an, während der Sauerstoffgehalt sinkt.

Besonders umsichtige und exakte Versuche an Nacktschnecken verdanken wir Künkel (546). Er sorgte zunächst für einen gleichen Wassergehalt der zu prüfenden *Limax*, was er durch Hunger und regelrechtes Tränken am Abend erreichte. So erhielt er Tiere von 1,025 bis 1,030 spez. Gew. Sie kamen dann, unter weiteren Cautelen gegen Vertrocknen, in verschieden große Gläser, die luftdicht verschlossen und bei einer Temperatur von 19° im Dunkeln aufbewahrt werden. Anfangs saßen sie mit weit geöffnetem Pneumostom an der Wand, bis sie schließlich schlaff asphyktisch herabglitten. Dann gleich an die Luft gebracht, leben sie gleich wieder auf, nach $6^1/_2$ Stunden Asphyxie brauchen sie zum Wieder-

*) Marguerite Bellion, Note sur l'hibernation de l'escargot (*Helix pomatia L.*). Compt. rend. de la soc. de biol. LXVI 1909. S. 964—966.

erwachen 4—5 Stunden. Nach 7—7$^1/_2$ stündiger Asphyxie sind sie tot. Die ersten Lebenszeichen bestehen in einem schwachen Pulsieren der Runzeln. Die Bewegungen beginnen am Mantel und schreiten nach hinten fort, so zwar, daß sich die Runzeln zuerst nach der Seite voneinander entfernen, um sich dann in der gleichen Reihenfolge wieder zusammenzuziehen. Dabei sind die Schnecken noch schlaff; erst nach 2—5 Stunden werden die Runzelbewegungen kräftiger und die Tiere zum Kriechen fähig.

Die folgende Tabelle gibt die Grundlage für die Berechnung des Luftverbrauchs von *Limax flavus.*

Volumen der Schnecke ccm	Luftvolumen ccm	Verbrauchszeit Stunden	Luftverbrauch in 24 Stunden ccm	100 ccm Luft reichen Stunden	1 ccm Schnecke verbraucht in 1 Stunde ccm
0,65	17	73	5,589	429	0,358
0,45	14	87	3,862	621	0,357
2,40	66,6	77$^1/_2$	20,624	117	0,358
2,00	63	88	17,181	139$^1/_2$	0,358
3,60	81,4	63	31,009	77	0,359
3,60	276	220	30,109	79$^3/_4$	0,358
3,60	273,4	115	56,565	42$^1/_2$	0,357
3,80	275,8	202	32,708	73$^1/_2$	0,358

Wie sich also mit größter Genauigkeit ergibt, verbraucht 1 ccm *L. flavus* pro Stunde die mäßige Menge von 0,36 ccm Luft; das Verhältnis bleibt dasselbe bei kleinen und großen Tieren. Allerdings kann man einschränkend noch darauf hinweisen, daß die Tiere während des Experiments in Ruhe verharrten. Es käme darauf an, den Versuch auf kriechende Schnecken auszudehnen, wozu vorläufig geringe Aussicht ist.

Auf Grundlage des Verhaltens der asphyktischen *Limax* ließ sich aber die Frage der Hautatmung entscheiden. Unter Wasser gebracht, schließt die Schnecke konstant ihr Pneumostom. Nach Verbrauch der Atemluft in der Lungenhöhle erschlafft sie und wird asphyktisch, und zwar gleichgültig, ob frisches oder abgekochtes Wasser genommen wird — nach Verlauf einer Stunde. Diese asphyktische Schnecke verhält sich genau wie die in verbrauchter Luft erschlaffte, sie erholt sich ganz der gleichen Weise, wenn sie spätestens nach 6$^1/_2$ Stunde aus dem Wasser genommen wird. Die Tatsache, daß auf Sauerstoffgehalt oder -mangel im Wasser dabei nichts ankommt, beweist, daß die Schnecke aus dem Wasser keinen Sauerstoff aufzunehmen vermag. Hautatmung im Wasser ist bei *Limax* ausgeschlossen. Das Umgekehrte folgt aus dem Verhalten der asphyktischen Schnecken in der Luft. Die Pulsation in den Rückenwurzeln tritt ein bei völlig geschlossenem Pneumostom. Es vergeht indes eine Zeit, oft von einer Stunde, bis sie überhaupt beginnen. Das Pneumostom öffnet sich erst, wenn die Haut schon kräftig pulsiert. Die Erklärung liegt darin, daß zuerst das Blut in den Runzeln wieder

Sauerstoff aufnehmen muß, und das geschieht zunächst in der Umgebung der Lunge, d. h. da, wo die Desoxydation, die zur Asphyxie führte, zuletzt eintrat, also auch am unvollständigsten war und deshalb zuerst wieder aufgehoben werden kann. Kurz das Ergebnis lautet: *Limax* ist imstande, Sauerstoff aus der Luft durch die Haut aufzunehmen.

Übersicht.

Der Sauerstoff der Pulmonaten ist gering, er sinkt während der Ruhe, am tiefsten im Winterschlaf.

Das wesentliche Atemorgang ist die Lunge. Sie wird rudimentär bei den altertümlichsten, den Atopiden und Vaginuliden, bei den ersteren verschwindet sie völlig. Dafür tritt Hautatmung ein. Die Fähigkeit, Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen, ist um so höher ausgebildet, je mehr die Haut pulsierende Runzeln entwickelt, d. h. bei allen größeren Pulmonaten des Landes, sie geht also mit dem Körperumfang parallel.

Bei allen beschalten Pulmonaten beschränkt sich die respiratorische Fläche, durch reiche Vascularisierung und abgeflachtes Epithel gekennzeichnet, auf das Dach der Atemhöhle. Der tiefste Atemzug fällt mit dem Herauskommen aus dem Gehäuse zusammen. Regelmäßig wechselnde Atemzüge scheinen nirgends ausgeführt zu werden.

Bei den Nacktschnecken wird die Verkleinerung der respiratorischen Fläche an der Decke durch Übergreifen auf andere Teile der Lungenhöhle und vielfach durch schwammartiges Gefüge ausgeglichen.

Bei den Janelliden, wo der Mantel, d. h. der Boden der Schalentasche bis auf die abgekapselten Schalenreste mit dem Dach der Tasche verwächst und der Mantelrand verschwindet, steht die Lungeneinstülpung steiler zur Oberfläche, die peripherischen Vorsprünge der Lacunen verschmelzen miteinander, so daß die Atemfläche ein Röhrensystem bildet. Die Schleimzellen werden an die äußerste Peripherie gedrängt und bilden Drüsenschläuche, die in den Sinus tauchen. Die reiche Schleimabsonderung ist ihnen eigentümlich.

Bei erweitertem Mantel bildet die Atemhöhle einen freien, rings vascularisierten Sack, der sich zu beiden Seiten der Niere ausbreitet: Philomycus. Die hintere Aussackuung greift bei den Arioniden überhaupt hinter dem sekundären Ureter herum und vereinigt sich bei vielen zu einer ringförmigen Lungenhöhle um die Niere.

Bei verkleinertem Mantel, ebenso bei der klein bleibenden Schale der Testacelliden greift die Atemhöhle über den Mantelrand hinaus. Die endständige Lage der Testacellidenschale führt zu Opisthopneumonie. Ihre Mantelhöhle stülpt sich am tiefsten ein und bildet noch einen peripallialen Vorraum vor dem Pneumostom.

Das Pneumostom, das als sekundäre Falte in der Ontogenie die Lungenhöhle abschließt, setzt nicht durchweg in gleicher Höhe ein, sondern läßt das Osphradium bald außerhalb in der Mantelhöhle, bald verlegt es

dasselbe in die Lunge. So erscheinen auch in dieser Hinsicht die Lungen keineswegs durchweg morphologisch gleichwertig und homolog.

Die Wasseratmung wird nachträglich durch Rückwanderung erworben. Dafür spricht mit Sicherheit die ganz verschiedene Lage der adaptiven Kiemen. Sie beruht auf allmählich erlernter Hautatmung an stärker vascularisierten Stellen. Die Haut ist im allgemeinen nicht zur Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser befähigt, und es kommt im Wasser niemals zu der gesteigerten pulsatorischen Fähigkeit des Integuments. Den Übergang zur Wasseratmnng zeigen am besten die Limnäen, die anfangs Hautatmung benutzen, dann die Fühler zu Kiemen verbreitern und schließlich auch Wasser in die Lungenhöhle einnehmen. Chiline stellt mit Verlust des Pneumostoms das Ende dieser Reihe dar. Die Ancyliden und *Miratesta* verlieren die Atemhöhle ganz. Bei den großen *Planorbis* schließt sich sein hinterer Lungenraum durch Falten ab, der bei *Amphibola* in der Gezeitenzone des Meeres endlich durch Bewimperung der Falten Wasser einführt und eine innere Kieme erzeugt.

b. Die Kreislauforgane.

Die Pulmonaten sind zunächst insofern sehr übereinstimmend gebaut, als das durchweg vorhandene Pericard überall eine einfache Kammer und Vorkammer enthält, ohne Spur von Andeutung früher doppelter Atrien. Ebenso fehlt selbstverständlich jede Verbindung zwischen Pericard und Enddarm. Der Ventrikel entsendet eine starke Aorta, die sich in zwei Hauptäste spaltet, einen vorderen, der zunächst dem unteren Ganglien des Schlundrings zustrebt, für Kopf, Fuß und vordere Teile der Eingeweide, und einen hinteren, der sich gleich an den Eingeweiden verzweigt, also eine Arterie s. *Aorta anterior* und *posterior*. Die feinere Verzweigung innerhalb der Gewebe führt bald zur Auflösung in Capillaren, die ohne Grenze in lacunäre Sinus übergehen, in denen sich das venöse Blut sammelt. Der größte Sinus ist die Leibeshöhle. Durch Spalten in der Wand steht sie mit den Hauptsinus der seitlichen Körperwände in mittelbarer oder unmittelbarer (?) Verbindung. Diese leiten das Blut nach der Lunge, wo sie sich wieder in ein lacunäres System von Lungenarterien und -capillaren auflösen. Sie sammeln sich zu lacunären Lungenvenen, die in das Atrium eintreten. Mit dem Übertritt in den Vertrikel ist dann der Kreislauf geschlossen. Besondere Komplikationen verbinden sich mit der Erwerbung von adaptiven Kiemen. Das Blut, das nur Leucocyten enthält und die einzige in den Geweben zirkulierende Flüssigkeit darstellt, ist als Hämolymphe zu bezeichnen.

Im einzelnen gibt es viele Sondereinrichtungen, Unklarheiten und strittige Punkte.

Die Streitfrage aber, ob überhaupt ein völlig geschlossener oder ein unterbrochener, unvollkommener Kreislauf statt habe, kann als erledigt

gelten. Ein großer Teil der Blutbahnen entbehrt in der Tat der eigenen Wandungen, besondere Lymphräume fehlen.

1. Das Herz.

Die verschiedene Lage und die gelegentliche Inversion bei Opisthopneumonie sind im vorigen Abschnitt besprochen. Übergänge zwischen der üblichen, den Prosobranchien entsprechenden Stellung und der den Verhältnissen der Opisthobranchien gleichenden finden sich massenhaft, zumal bei den Nacktschnecken. Da sie sich aber aus der Verschiebung des ganzen Pallialkomplexes oder einzelner Teile, besonders der Niere und Lunge, genügend erklären, sind sie ohne Belang. So konform die Ausbildung des Herzens im allgemeinen ist, so zieht sich doch, ähnlich wie bei Wirbeltieren, über die histologische Struktur und namentlich über die Innervierung eine lange Debatte durch die Literatur.

Die Grenzen des Herzens sind kaum genau festzustellen, am ehesten noch auf der Seite des Ventrikels, da hier durchweg das Pericard zugleich mit der Spitze der Kammer das Diaphragma erreicht und auf der anderen Seite in der Leibeshöhle die Aorta hervortritt. Höchstens erschweren größere Gehäuseschnecken die Bestimmung durch die feste Verbindung des Aortenanfangs mit dem Diaphragma auf eine kurze Strecke (Nalepa). Schwieriger ist die Scheide auf der Seite des Atriums, dessen weniger kompakte Muskulatur sich noch über die Grenze des Pericards hinaus auf die großen eintretenden Sinus oder Venenstämme hinaus erstreckt, welche sich bei Zonites nach Nalepa gleichzeitig mit dem Vorhof kontrahieren und einen Rückfluß des Blutes verhindern. Man kann hier in der Tat das Atrium mit den einmündenden Venenstämmen als eine physiologische und morphologische Einheit nehmen, ähnlich wie bei den Cephalopoden.

Die Frage hängt mit der Auffassung des Pericards zusammen. Noch bis in die neuere Literatur zieht sich die Annahme, daß der Herzbeutel ein Blutsinus sei und mit venösen Lacunen zusammenhänge, so bei André für *Ancylus*. Pelseneer weist auch diese Angabe zurück. Ich habe daher geglaubt, das Pericard ganz von den Kreislauforganen ausschließen und zu den Ercretionsorganen stellen zu sollen (s. o.).

Die Form des Atriums ist im allgemeinen die eines Kegels, dessen ausgezogene Spitze frei in das Lumen des Ventrikels hineinreicht, die des Ventrikels eine Spindel, deren größter Querdurchmesser nach dem Atrium zu verschoben ist, so daß ein Keil entsteht mit abgerundeter Basis. Die freiere oder beengtere Lage des Pericards bewirkt Abweichungen, bei *Vaginula* z. B. ist der Vorhof sichelförmig gebogen.

Das Atrium besteht im allgemeinen aus lockeren Muskelzügen, die sich unter schiefen Winkeln kreuzen, sehr zierlich z. B. bei *Vaginula* nach Keller. Die Ventrikelmuskulatur ist viel stärker, an der Basis gegen das Atrium zu ordnen sich kräftig Muskelbündel im Kreis; der Sphinkter soll hauptsächlich den Verschluß des Atrioventrikularostiums bewirken

(Pfeiffer bei *Triboniophorus*). Bei *Glandina* sind nach Strebel Kammer und Vorkammer durch einen kurzen Stiel getrennt; er entsteht wohl durch die schärfere Localisierung des Sphinkters. Mindestens so wichtig, wie der Sphinkter, ist aber sicherlich der Kegel, den das Atrium in die Kammer hineinschickt, und der eine vorzügliche Klappenvorrichtung darstellt (Textfig. 154). Seine Wände zeigen die derbe und dichte Struktur, die den Kammerwänden selbst eigen ist.

Für die histologische Struktur der Muskeln mag es genügen, die die übersichtliche Arbeit von Vigier und Vlès*) heranzuziehen, da sie früheren Angaben, soweit sie den Gegenstand eingehender behandeln, mit erledigen und die gleichzeitig erschienene Arbeit von Marceau (882) im

Fig. 154.



Längsschnitt durch das Herz von *Vaginula*. *ao* Aortenstamm. *at* Vorkammer. *kl* Herzklappe. *v* Kammer. Original.

wesentlichen auf dieselbe Feststellung hinausläuft. Daß die Fasern durch vielfache Verzweigung und Anastomosen ein dichtes Flechtwerk bilden, ist seit früher bekannt. Die Muskeln sind quergestreift, nehmen aber keineswegs innerhalb des Systems eine besonders hohe Stufe der Differenzierung ein. Vielmehr besteht die Fibrille aus gleichmäßig abwechselnden einfach- und doppeltbrechenden Elementen von gleicher Länge, während bei *Chiton* die Gruppierung eine weit kompliziertere ist, mit Querscheiben usw. Dafür schließen sich die Elemente bei *Helix* und *Limnaea* viel regelmäßiger zusammen zu einer Rindenschicht, welche das Sarcoplasma umgibt. Außerhalb derselben an den Enden der Zellen verschmelzen benachbarte Fibrillen oft miteinander.

---

*) P. Vigier et Fred Vlès, Structure histologique des éléments musculaires du coeur chez les Mollusques. Bull. de la soc. zool. de France XXIX. 1904. S. 221 bis 229. Dazu

Marceau, Note sur la structure du coeur chez les Gastóropodes et les Lamellibranches. Compt. rend. de l'ac. des sc. 1904.

Prenant, Sur les fibre striées des Invertébrés. Bibliographie anatomique IX. 1901.

Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

Innervation des Herzens und der Gefäße.

Für die Feststellung der lange vergeblich gesuchten und wohl doch nicht völlig geklärten nervösen Elemente des Herzens scheinen zwei Methoden gegeben: die histologische Analyse und die Kontrolle durch das physiologische Experiment.

F. Darwin*) sucht vergeblich nach Nerven und Ganglienzellen im Helixherzen. Foster und Dew Smith hatten nicht mehr Erfolg**), und als Dogiel an der Grenze von Kammer und Vorhof apolare Ganglienzellen angab, die er als motorische Elemente deutete, erklärten sie diese für Bindegewebszellen. Ransom***) wollte dann einen feinen Nerven verfolgt haben, der mit der Aorta zum Ventrikel aufsteige und dann einen Ast an das Atrium abgäbe. Hier wird also ein einziger Nerv beide Herzabschnitte versorgen.†) Yung indes leugnet diesen Befund; mit Biedermann hat er vergeblich nach Herznerven gesucht. Ihnen widerspricht Nalepa, dem wir die ersten positiven Ergebnisse verdanken. Zunächst weist er Nervengeflechte in der Wandung der Aorta und der größeren Arterien nach. Die Herzkammer wird mit größter Wahrscheinlichkeit von dem aus dem Abdominalganglion entspringenden Genitalnerven versorgt. Er verläuft frei durch die Leibeshöhle zur Einmündung der Eiweißdrüsen in den Spermoviduct, über den er sich jetzt weglegt, um bei Zonites Nerven zum Zwittergang, zur Eiweißdrüse, zum Darm usw. abzugeben. Dann wendet er sich zur Niere, an deren hinterem Rande es bis zum Pericard zieht, bis wohin ihn auch Lacaze-Duthiers bei den Basommatophoren verfolgt. An der Umbiegungsstelle über dem Spermoviduct sind den Nerven bei Zonites und *Limax*, nicht dagegen bei *Helix*, zwei kleine Ganglien eingelagert, in der Mitte aus multipolaren, in der Peripherie aus bipolaren Nervenzellen aufgebaut, ohne Punktsubstanz. Von diesen Ganglien nehmen mehrere sehr feine Nerven ihren Ursprung, von denen einer zur Aorta übertritt, um an ihr ein Netz zu bilden. Vermutlich geht er auch zum Pericard. Das Atrium dagegen scheint vom einen Lungennerven versorgt zu werden. Es gelang Nalepa wenigstens, in der Muskulatur des Vorhofs von *Helix* sehr feine, meist in die Muskelbündel eingeschlossene Nerven und ganz vereinzelt auch Ganglienzellen nachzuweisen. Carlsson verfolgte die Nerven bei mehreren Arten nach ihrem allgemeinen Verlaufe. Bei *Limax maximus* sah er Äste von dem betreffenden Visceralnerven zum Herzen gehen, bei *Helix* (*Arianta*) *Dupetithouarsi* verläßt der Lungennerv den Visceralnerven an einem kleinen

*) F. Darwin, Journ. of. Anat. and Physiol. X.

**) Foster and Dew Smith, On the behaviour of the hearts of Mollusks under the influence of electric currents. Proc. of the R. soc. 1875 Nr. 100 und: Réponse à Dogiel . . . Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1887.

***) Ransom, On the cardiac rhythm of Invertebrata. Journ. of physiol. V 1885.

†) Biedermann, Über das Herz von *Helix pomatia*. Sitzgsbr. Ak. Wiss. Wien 1884. LXXXIX.

Ganglion, wo sich der Nerv teilt in Äste für Niere und Herz, um zu den Genitalien weiter zu ziehen; bei *Ariolimax* wieder fehlt das Ganglion.

Hier setzen die Untersuchungen von Deschamps ein. Er knüpfte an die ausführlichen Ergebnisse Amaudruts an, der bei *Helix* aus dem Abdominalganglion die Nerven verfolgte für die Aorta, das Pneumostom, Dach und Boden der Atemhöhle, Niere, Pericard, Endteil der Lungenvene usw., und glaubt, an dem letztgenannten Punkte die entscheidenden Strukturen gefunden zu haben. Der Nerv. der rechts hinten zur Lunge tritt, an ihr entlang und in ihr, selbst in den feinen Lacunen der respiratorischen Fläche verläuft, hat einen feinen Ast, der unter dem Ende des Rectums, durch die Lacunen des perirectalen Sinus hindurch über den sekundären und primären Ureter hinweg zieht und an der Vereinigung des Pericards mit der oberen Vorhofswand endet. Die wenigen Nervenzellen, die Deschamps vereinzelt am Nerven findet, hält er für nebensächlich, wichtig dagegen werden Haufen, die inselartig in dem Gebiete des Nerven liegen bei dem Überschreiten des Ureters. Sie liegen geradezu in den feinen Lacunen eines ausführenden Lungengefäßes und werden von dessen oxydiertem Blute bespült. Die Ganglienzellen sind bipolar.

Ähnlich, wie bei *Arion*, scheint bei *Helix* und *Limax* das Centrum für das Herz nicht in diesem selbst, sondern in der Nachbarschaft in den großen Lungenvenen seinen Sitz zu haben.

Deschamps nimmt an, wenn auch mit Vorbehalt, daß er das Herzcentrum schlechthin gefunden habe. Man erhält indes wohl den Eindruck, daß es nur für das Atrium gelte, während Nalepa die Innervation auf der Kammerseite wahrscheinlich gemacht hätte. Danach hätten Atrium und Ventrikel gesonderte Zentren, und das scheint den physiologischen Tatsachen (s. u.) am besten zu entsprechen. Beiden Zentren würde gemeinsam sein, daß sie nicht im oder am Herzen unmittelbar liegen, sondern etwas davon entfernt; die Nervenbahnen würden den Gefäßen folgen, den Lungenvenen und der Aorta, wobei zu bemerken wäre, daß auf der Seite der Kammer der Nervenverlauf bisher nur an der Aorta entlang bis zum Pericard, also bis zur Kammergrenze verfolgt zu sein scheint, daß also der Beweis gerade für die Hauptmuskulatur erst aussteht, wenn man nicht die Angaben Pompilians als hinreichend beweiskräftig gelten lassen will. Am Ventrikel der Weinbergschnecke fand er nämlich (1129) verschiedene Zellen auf, die er als Ganglienzellen deutet, apolare, wie sie Dogiel beschrieb, apolare mit stärker färbbarem Nucleus, apolare anscheinend ohne Protoplasma und unipolare mit sehr feinem, langem Forsatz. Von der Verteilung sagt er indes nichts.

Physiologisches und Biologisches.

Wo man das Herz durch die Schale scheinen sah, wie bei manchen, namentlich jüngeren *Helix hortensis* und bei *Succinea*, hat man oft die Schläge gezählt und ihre Zahl vermerkt. Die rationellen Untersuchungen

aber beziehen sich fast alle auf *H. pomatia*, der man entweder ein Fenster in die Schale schneidet, am bequemsten im Winter, oder aber, um die Störungen der scharfen Kanten zu vermeiden, den ganzen unteren Schalenteil wegnimmt (Yung). In der Regel sieht man dann die Systole des Ventrikels auf die des Atriums folgen (1059). Daß die Pulsationen des Atriums auf die benachbarten Venenstämme übergreifen, wurde oben bemerkt. Yung betont aber, daß man, namentlich bei der erwähnten Operation, sich leicht von der Unabhängigkeit beider Teile überzeugen kann. Bald schlägt die Kammer weiter, während die Vorkammer in Diastole stark aufschwillt, bald ist es umgekehrt, bald auch unterbrechen beide Teile eine Zeitlang ihren Schlag.

Die Frequenz der Pulsschläge hängt ab von der Temperatur und von dem Tätigkeitszustande der Schnecke. Yung, der die Arbeiten von Biedermann (l. c.), Richard (908) usw. schon mit verwertet, erhielt folgende Zahlen:

	Im Januar	Im Juni
0° + 1°	1 Herzschlag pro Minute	
5°	4 Herzschläge „ „	
10°	12 „ „ „	
15°	17 „ „ „	
20°	26 „ „ „	17° normal 36 Schläge
25°	38 „ „ „	52 „
30°	54 „ „ „	67 „
35°	50 „ „ „	82 „
40°	unregelmäßige Schläge	unregelmäßig
45°		Abnahme
50°		Stillstand in Systole

Das herausgeschnittene Herz in physiologischer Kochsalzlösung verhält sich ebenso.

Bei den Versuchen war das Objekt in Wasser getaucht, dessen Temperatur durch Zugießen von warmem Wasser erhöht wurde.

Bei plötzlicher großer Temperatursteigerung verharrt das Herz lange in Systole, auch innerhalb der Grenzen, die es bei langsamer Steigerung ertragen hätte, bei plötzlicher Erniedrigung bleibt es in Diastole.

Des Herzens beraubt, behält die Schnecke ihre Reizbarkeit einige Tage, bis die Gewebe absterben; nach Yung kriecht sie aber nicht wieder, entgegen einer Angabe von Richard.

Die normale Pulsfrequenz der aktiven Schnecke, 36 Schläge, erhöht sich bei Tätigkeit, Locomotion, Tentakelspiel usw. auf 50; jeder periphere Reiz hat die gleiche Folge.

Während diese Regeln gleicherweise für alle Individuen gelten, treten bei Verletzung des Pericards individuelle Verschiedenheiten auf. Der Puls verlangsamt sich zunächst in wechselndem Verhältnis, bis nach einiger Zeit wieder die Norm eintritt.

Asphyxie bewirkt Verlangsamung der Herzschläge bis zum schließlichen Stillstand in Diastole, gleichgültig ob die Asphyxie durch Untertauchen im Wasser, durch die Luftpumpe oder durch wiederholtes Einspritzen von Öl in die Lunge erreicht wird.

Elektrische Reizung des Pericards hat keine andere Wirkung, als wenn eine andere Körperstelle gereizt wird. Reizung des Herzens selbst bewirkt augenblicklichen Stillstand in Systole. Schwache Reizung des unteren Schlundganglions oder des von Ransom entdeckten Nerven (s. o.) hat Verlangsamung der Pulsationen, stärkere hat Stillstand in Diastole zur Folge. Yung folgert daraus, daß das *Helix*-Herz sowohl Beschleunigungs-, wie Hemmungsnerven enthalten müsse.

Yung hat endlich noch die Wirkung von allerlei Giften untersucht. Durch die Haut werden sie nicht resorbiert, aber die Kristalloide werden in wässeriger Lösung langsam durch die Lunge aufgenommen. Ihre Wirkung zeigt sich immer am stärksten am Herzen. Schwache Säuren sind Muskelgifte, welche die Kontraktion durch Gerinnung aufheben; das Herz stirbt augenblicklich in Lösungen von 1 $^0/_0$. Alkalien wirken ähnlich, aber schwächer. Chloroform und Äther, ersteres vorübergehend, verlangsamen den Herzschlag nach einer kurzen Periode der Beschleunigung. Curare lähmt die willkürlichen Bewegungen, es paralysiert den Ransomschen Hemmungsnerven. Atropin hebt die Herzschläge auf, ebenfalls unter vorheriger Beschleunigung.

2. Das arterielle Gefäßsystem (XXIV).

Die älteren Darstellungen des gesamten Kreislaufs von *Helix*, *Limax* usw., wie sie von Delle Chiaje, Erdl u. a. gegeben wurden, haben durch genauere Nachuntersuchungen so viele Korrekturen erfahren, daß es angezeigt erscheint, zuächst den neueren Schilderungen von Nalepa und Deschamps zu folgen und einzelne Angaben anderer Forscher anzufügen.

Arterien von *Helix*, *Zonites* und *Limax*.

Vor dem Austritt aus dem Pericard gibt die Aorta bereits feine Gefäße ab zum Diaphragma und zur hinteren Wand der Lunge. Dann teilt sie sich in die beiden Hauptstämme.

α) Aorta s. Arteria anterior (Arteria cephalico-pedalis).

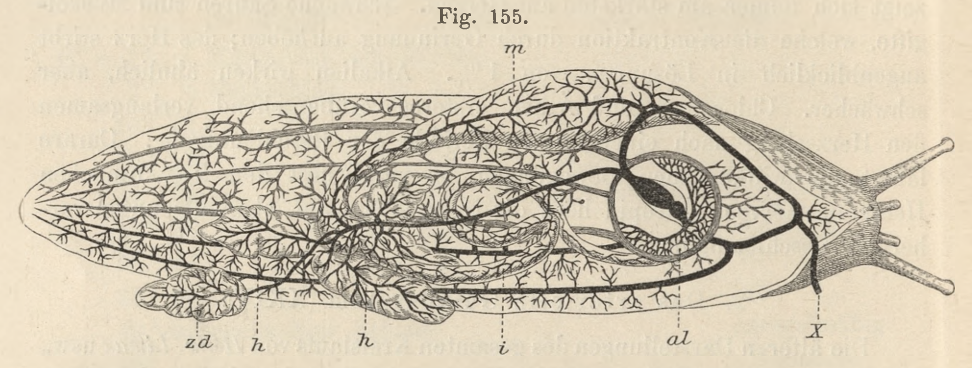
Diese Zweige sind die

Arteria uterina. Sie versorgt bei *Helix* gleich die Bursa copulatrix mit Seitenzweigen zur hinteren Lungenwand, verläuft zur Insertion der Eiweißdrüse und am Spermoviduct hinunter, dessen einzelne männliche und weibliche Drüsenaussackungen dendritische Verzweigungen erhalten, andere gehen von hier durch die verbindende Mesenchymfalte zum Bursagang. Unten versorgt sie das Vas deferens, den Pfeilsack, die fingerförmigen Drüsen, ohne daß sich die Gefäße an die einzelnen Tubuli binden; ferner entspringen aus ihr je ein Zweig für die Eiweißdrüse, den Zwitter-

gang, den Dünndarm mit den angrenzenden Mantelteilen und die Niere. Bei *Zonites* und *Limax*, seltener bei *Helix*, kommt eine zweite A. uterina aus der Aorta, die in der Organversorgung den unteren Teil der Hauptuterina vertritt, mit einigen Abweichungen. Der Penis wird nirgends von ihr gespeist (s. u.).

Inkonstante Arterien für die Seiten der Leibeshöhle, den Vorderdarm, das Diaphragma und den hinteren Teil des Fußes haben bald getrennte Wurzeln, bald eine gemeinsame. Dazu gehören die Gefäße für den Spindelmuskel, das Pneumostom, die Lunge. Die Vorderdarmarterie gabelt sich in zwei Zweige, die im Parenchym der Speicheldrüsen verlaufen, unterwegs Zweige zum Kropf abgeben, mit den Speichelgängen zum Pharynx ziehen, ihn zum guten Teil versorgen, je eine Arterie zum Ösophagus nach rückwärts schicken und zuletzt die Cerebrobuccalcommissur begleiten. Charakteristisch ist unter diesen Gefäßen eine besondere Arterie

Fig. 155.



Gefäßsystem von *Limax*. Arterien dunkel, Venen blaß. *X* Genitalarterie. *h* Leber. *i* Darm. *m* Magen. *oe* Ösophagus. *zd* Zwitterdrüse. Nach Delle Chiaje, verändert nach Leuckart und Simroth.

für die linke Seitenwand des Körpers. Sie fehlt bei *Zonites*, wo die Versorgung von der Art. pedalis aus geschieht. Dafür entspringt hier aus der Aorta ein starkes Gefäß, das zwischen den Fußretraktoren nach hinten zieht, den hinteren Teil des Fußes und das Pneumostom speist und weiter die Speicheldrüsen, den Schlundkopf usw. versorgt. Bei *Limax* treten immer mehrere Gefäße an den Kropf und die Speicheldrüsen.

Nun tritt die Aorta durch die Öffnung zwischen dem Visceral- und Pedalganglion hindurch, um sich dann gleich in schwächere paarige und und zwei starke unpaare Arterien aufzulösen. Die unpaaren sind:

Die Art. pedalis s. recurrens. Sie verläuft auf der Mitte des Fußes, den sie mitsamt seinen Retractoren versorgt, nach hinten, bei *Helix* und *Zonites* ungeteilt eine Strecke auf der Fußdrüse, bei *Limax* gleich in zwei Zweigen neben ihr; bei *Limax* und *Zonites* geht ein Ast zum Penis.

Die Art. buccalis geht nach vorn und oben an die Insertion des Pharynxretractors am Pharynx; nach rückwärts versorgt sie die Radulascheide, nach vorn in zwei Ästen die Unterlippe.

Von den paarigen Arterien gehen nach oben mit dem Cerebropedalconnectiv, etwas unsymmetrisch entspingend, zu dem Cerebralganglion die Art. cerebralis sinistra und dextra. Sie geben Äste ab

1. rückwärts mit dem Cerebrovisceralconnectiv zu den Visceralganglien,
2. zum Ommatophoren, mit drei Zweigen,
   mit dem Tentakelnerv zur Sinnescalotte und zum Auge,
   zur Basis des Tentakels, zu einer Innenseite und zur Oberlippe,
   zum Penis der stärkste Zweig bei *Helix*, für den Penis, das Flagellum, des Vas deferens und den Penisretractor,
3. zum kleinen Tentakel und Mundlappen,
4. zur Ober- und Unterseite des Cerebralganglions. Hier dringen die in Bindegewebsscheiden verlaufenden Arterien nur in die gangliöse Rindenschicht, nicht in die Punktsubstanz ein,

ein Ast nach vorn, der sich in die Tiefe der Fußmuskulatur einsenkt

bei *Limax* und *Zonites* rechts ein Ast zum Penis mit einem feinen Zweig zur Körperwand,

eine Arterie nach dem distalen Teil der Genitalen. Sie gabelt sich in 2 Zweige, der eine dringt in die Körperwand ein, der andere versorgt bei *Limax* und *Zonites* die Vagina, das Vas deferens, die Bursa und den unteren Teil des Spermoviducts,

eine Arterie für die hinteren Teile der seitlichen Körperwände,

Arterien, welche die Nerven begleiten, auf denen sie ein weitmaschiges Netz bilden; die der Fußnerven stammen z. T. aus der Arteria pedalis.

β) Aorta s. Arteria posterior (Arteria intestinalis).

Bei *Limax* entspringt sie gleich beim Austritt aus dem Pericard, bei *Helix* tritt ein gemeinsamer Aortenstamm bis zur Kreuzung mit dem Darm. Die hintere Aorta versorgt den Darm, soweit er in der Spira liegt, die Leber, die Zwitterdrüse. Äste gehen zum Pericard und benachbarten Lungendach, sowie zum Mantel. Besonders stark ist die Arterie der Zwitterdrüse. Ein Teil der Organe, die in der Spira liegen, erhalten ihr Blut demnach von der vorderen Aorta, von der Niere abgesehen, namentlich der Spermoviduct und die Eiweißdrüse, d. h. die Organe, die sich erst postembryonal durch Schwellung und Dehnung nachträglich in das Gehäuse hineindrängen und vielfach dessen letzte Ausbildung bedingen.

Histologisches.

Die letzte Auflösung der Arterien in die Capillaren ist verschieden je nach den Organen. Leydigs Darstellung, wonach eine Capillare gegen ihr Ende durch seitliche Öffnungen das Blut ausströmen läßt, gilt nach Nalepa besonders für den Fuß. Die allgemeine Regel dagegen ist baumförmige Verzweigung. Die Capillaren werden, wie die Arterien, von einem

Endothel ausgekleidet, dessen Herkunft bei den Prosobranchien besprochen wurde. Die Arterien haben dazu ihre Muscularis, die indes an den feineren bald abnimmt, aber gegen das Vorderende der Aorta cephalica an der Durchtrittsstelle durch die Ganglien sich bisweilen wieder so verstärkt, daß ein sekundäres Herz vorgetäuscht werden könnte (746). Der Bindegewebsüberzug hat vielfach Einlagerungen, die mit dem Stoffwechsel zusammenhängen (s. u.). Als Besonderheit kann der Reichtum von kohlensaurem Kalk in den Bindegewebszellen von Arion gelten, der sich indes nach Nalepa nicht auf die feinen Verzweigungen erstreckt. In schwächerem Grade findet er sich auch bei anderen Formen, z. B. bei Ostracolethe.

Besonderheiten anderer Formen.

Vielfach bestehen Differenzen in der ersten Teilung des Aortenstammes in das vordere und hintere Hauptgefäß. Sie tritt bald früher, bald später ein, was höchstens systematischen Wert haben könnte.

Für die Janelliden macht Plate die Angabe, daß sich die Aorta anterior nach dem Durchtritt zwischen dem Visceral- und Pedalganglion zu einer rundlichen Blase erweitert, von der erst die verschiedenen Arterien für den Vorderkörper, die Genitalien usw. entspringen. Es liegt nahe, an einen ursprünglichen größeren Blutraum zu denken, wie etwa bei den Chitoniden, so daß die Herausbildung der Gefäße durch deren Verengerung sich vollzogen hätte —, ein Hinweis auf den altertümlichen Charakter der Gruppe. Der Aortenstamm teilt sich in die vordere und hintere Aorta. Eine Abweichung von der Norm liegt in der Versorgung der Zwitterdrüse von der vorderen, sie entspringt noch vor der Art. uterina. Diese gibt u. a. je einen Zweig ab für die Mantelhöhle und für den Penis (Glamann).

Eine Einrichtung, die in gewissem Sinne etwas Verwandtes mit der Erweiterung der vorderen Aorta der Janelliden hat, findet sich nach Wiegmann bei südostasiatischen Heliciden und Zonitiden, *Macrochlamys* z. B., ebenso bei dem kaukasischen *Paralimax*, den ich nebst Täuber untersuchte. Die Aorta von *Paralimax* teilt sich nach ziemlich langer einheitlicher Wurzel bei Durchtritt unter dem Übergang des zweiten Darmschenkels in den dritten in die beiden gewöhnlichen Zweige. Der vordere, die Aorta anterior, gibt zunächst mehrere Zweige ab für die Speicheldrüsen, den Schlundkopf, die Haut am After und Pneumostom, dann verschmilzt sie mit dem Diaphragma oder Lungenboden, indem sie unter Aufgabe ihrer eigenen Muskulatur einen ziemlich breiten Spaltraum bildet. Nachdem sie das Diaphragma verlassen, verläuft sie in gewohnter Weise zum Schlundring. Täuber meint, daß sie durch die dünne Wand, die sie vom Lungenraum trennt, nochmals an der Atmung teilnimmt, was allerdings bei der vorzüglichen respiratorischen Ausstattung der Paralimaxlunge (s. u.) nicht eben nötig erscheint.

Von Testacelliden gibt Plate ziemlich genaue Bilder, sowohl von *Testacella* wie von *Daudebardia,* namentlich von ersterer, für die Lacaze-Duthiers die elegante Beschreibung von einer Art lieferte.*) Es ist unmöglich, die Bilder von Lacaze-Duthiers zu reproduzieren, da sie allein 4 Tafeln füllen. *Daudebardia* weicht insofern vom obigen Schema ab, als die Aorta posterior viel schwächer ist und neben der Zwitterdrüse nur die Hinterleber versorgt. Auffallend stark ist die aus der vorderen Aorta kommende Arterie für die Mantelhöhle. Dasselbe gilt für die Testacellen, bei denen es wegen der Ausbildung der Lunge nur um so verständlicher ist. Daß die Aorta cephalica besonders lang wurde, folgt aus der Körperform von selbst. Die Gefäße, die sie zu den Eingeweiden abgibt, wechseln nach Zahl, nach Trennung oder Vereinigung ihrer Wurzeln beträchtlich bei den Arten, ja bei verschiedenen Individuen einer Art. Als besondere Erwerbung, die noch der ursprünglichsten, d. h. der *T. Maugei* fehlt, tritt eine Arterie auf, die bald aus der Aorta, bald aus der Mantelarterie in der Mitte des Tieres nach unten zieht und sich mit der Arteria pedalis vereinigt, um sie für die hintere Sohlenhälfte zu verstärken. Bei dem höchst entwickelten Sproß, *T. Gestroi* von Sardinien, wird die Verteilung der Arterien zu den Genitalien und Speicheldrüsen besonders unsymmetrisch, namentlich zeigt sich es am Pharynx, der statt einer drei Arterien enthält, von denen die linke die stärkste, die mittlere mit ihren vier Zweigen die schwächste ist.

Bei *Glandina* erhält der starke, extensile Lippentaster nach Strebel einen besonders kräftigen Zweig aus der Art. cephalica. Er läuft am Hinterrande entlang und schickt seine Äste parallel, wie einseitige Fiedern, nach der sensitiven Vorderfläche, wo sie sich auflösen.

Vaginula hat nach Keller zunächst die Besonderheit, daß vom Herzen zugleich vier kräftige Arterien abgehen, nach vorn die stärkste, die Aorta cephalica, mit typischem Verlauf. Sie versorgt den Kopf, den Pharynx, die männlichen Genitalien, die Vordersohle, eine Arteria pedalis geht schräg nach unten und hinten und dringt in die hintere Sohlenhälfte ein, entsprechend der Tatsache, daß die locomotorischen Wellen gegen das Hinterende am kräftigsten sind. Eine Spezialität ist es, daß die Fußdrüse, mag sie kurz und gestreckt oder lang und geschlängelt sein, immer ihr Blindende unmittelbar unter den Pedalganglien hat, um gleich hier ihr Blut aus der Aorta zu empfangen (Simroth). Die zweite Hauptarterie geht schräg nach hinten und unten zu den weiblichen Genitalien mit Zweigen zum Schlund und Magen. Die schwache dritte Hauptarterie versorgt die vordersten Leberteile und die von ihnen umschlossenen Darmschlingen, die starke vierte endlich den Hauptteil der Leber und die Zwitterdrüse, sie endigt hinten im Fuß. Die auffällige Teilung der Aorta

*) Plate und Pelseneer meinen, daß Lacaze-Duthiers nicht die echte *T. haliotidea*, sondern eine nahe verwandte Spezies vorgehabt habe.

hängt demnach in erster Linie mit der weiten räumlichen Trennung der männlichen und weiblichen Endwege zusammen.

Die Oncidiiden sind zunächst durch die Lage des Herzens charakterisiert. Es liegt hinter der Körpermitte rechts, nur selten etwas über die Medianlinie nach links hinübergreifend. Das Pericard, dessen Wände zum großen Teil mit der Körperwand verschmelzen und an diesen Stellen eigentlich nur durch das Epithel repräsentiert werden, liegt in einer Nische, in die sich bisweilen Leberteile hineindrängen. Plate meldet manche Abweichungen im Kreislauf, die zum Teil von Joyeux-Laffuie übersehen waren. Sie liegen in anderer Richtung als bei den Vaginuliden. Die Aorta ist zunächst einfach. Ihr erster Zweig ist sehr fein und tritt zum Darm. Dann kommt ein starker Ast, der als Aorta posterior gelten könnte, wenn er die Zwitterdrüse mit versorgte, er speist aber mit meist sieben, oft weit mehr Zweigen Leber und Magen. Weiterhin spaltet sich die Aorta in zwei starke Zweige, der vordere entspricht der gewöhnlichen Aorta cephalica, der hintere geht bis ans Hinterende, gibt zwei feine Herzbeutelarterien und eine Genitalarterie ab und gabelt sich schließlich in zwei auffallend starke Arterien für die rechte und linke Lungenhälfte. Der Aorta cephalica fehlt naturgemäß die Arteria uterina. Die Speicheldrüsenarterien entspringen erst nach dem Durchtritt durch den Schlundring, entsprechend der vorderen Lage der Drüsen. Ebenfalls nach dem Durchtritt zweigen sich zwei kräftige Gefäße ab, welche die vordere Körperwand und die Mundpartie versorgen und von Plate Arteriae laterales genannt wurden. Die rechte speist zugleich die männlichen Genitalien. Die Arterie der Fußdrüse dringt als Arteria pedalis mit drei Zweigen in die Sohle ein. Die Arteriae laterales dürften die einzigen Arterien sein, welche außer der Art. pedalis in den doch so dicken Muskelschlauch eindringen, und sie beschränken sich auf das Vorderende. Joyeux-Laffuie behauptet ausdrücklich, daß das Integument von *Oncidiella* lediglich von der Leibeshöhle aus versorgt würde (s. u.).

Über die Reduktion des arteriellen Kreislaufs der Ancyliden s. u.

3. Das venöse System.

Der venöse Teil des Kreislaufs, der in den Atemorganen schon wieder oxydiertes Blut enthält, bekommt eben durch die Verschiedenheit der Atemwerkzeuge viel stärkere Differenzen. Da ihm eigene Wände fehlen, vielmehr alle Räume des Körpers, die nicht mit der Außenwelt kommunizieren, zu seinem Bereich gehören, von den Intercellularlücken bis zur Leibeshöhle, so wird er in seinen Einzelheiten außerordentlich ungleich, woraus mancherlei Schwierigkeiten entstehen. Denn die Untersucher, von den gewohnten Begriffen eines geschlossenen Kreislaufs ausgehend, konnten sich in seine so allgemeine und weitgreifende Auffassung, wie sie eben ausgesprochen ist, nicht hineinfinden, und es sind auch jetzt noch nicht alle Punkte geklärt. Eine bestimmte Grenze gegen die arteriellen Gefäße

wird sich selten feststellen lassen, sie wäre an der Stelle zu suchen, wo die Capillaren ihr Endothel verlieren und in capillare Lücken übergehen. Vielleicht ließe sich noch scheiden zwischen diesen capillaren Intercellularräumen und den weiteren Sinus, so verschieden deren Lumen auch sein mag. Injektionen erfüllen zunächst diese Sinus, und erst ein stärkerer Druck treibt die Flüssigkeit auch in die letzten, feinen Gewebslücken, selbst zwischen die basalen Teile des äußeren Epithels, wie früher erwähnt. Die Wände der feinen Lacunen scheinen wieder in den verschiedenen Geweben wechselnde Elastizität zu besitzen, so daß namentlich im Fuße Schwellnetze entstehen, die durch konstantere Übergangsgefäße mit den großen Sinus zusammenhängen. Eine andere Schwierigkeit betrifft die Kommunikation zwischen der Leibeshöhle und den einzelnen Organen, dem Hautmuskelschlauch und den Eingeweiden. Hier scheinen sich noch fast durch die ganze Literatur Fehler hindurchzuziehen trotz der Aufklärung, die wir Nalepa verdanken, dem wir zunächst wieder folgen.

Man hat wohl zu scheiden zwischen den venösen Sinus des Körpers und denen der Atmungswerkzeuge, im Sinne einer Art von großem und und kleinem Kreislauf.

α) Die Körpervenen.

Limax hat jederseits in der Körperwand einen großen Sinus, bestimmt, das Blut aus den hinteren Körperteilen und von den Eingeweiden der Lunge zuzuführen. Die Sinus beginnen am Schwanzteil mit einer baumartigen Verästelung und nehmen nach vorn durch Einfluß von Venen aus dem Fuß und den Eingeweiden an Mächtigkeit regelmäßig zu. Vorn liegen ebenfalls zwei entsprechende Sinus, die das Blut aus der vorderen Hälfte der Leibeshöhle und aus dem Fuße aufnehmen. Dazu kommt noch ein drittes Paar im Nacken. Alle diese Venen sammeln sich in einer Kranzvene, Circulus venosus, am Rande der Lunge. Zu ihnen gesellen sich allerlei unbedeutende Venen, welche den Hautmuskelschlauch der Länge nach durchziehen und ebenfalls der Kranzvene zustreben. In der Sohle verlaufen endlich paarige Sinus, die das Blut aus den Schwellgefäßen aufnehmen und entweder in die Leibeshöhle oder in die seitlichen Hauptsinus abgeben.

Bei den Gehäuseschnecken *Helix* und *Zonites* fehlen die großen Venenstämme im Fuß. Dafür sind zwei asymmetrische Seiten- oder Randvenen vorhanden. Die rechte ist stärker und länger, der linke Sinus ist auf einen kurzen Stamm reduziert. Die rechte verläuft an der Innenseite der Spira. Ihre Wurzeln liegen am Apex. Zahlreiche Seitenzweige, die das Blut aus den Eingeweiden zuführen, entspringen auf der Oberfläche der Leber. Entlang und über dem Rectum geht sie als Lungenvene zur Lunge, nachdem sie noch das Blut aus einem unter dem Rectum liegenden und einem hinter der Niere liegenden Blutraum aufgenommen

hat. Die linke Randvene beginnt an dem Sinus, der am hinteren linken Lungenrand in der Leber liegt. Sie erhält ihr Blut aus den vorderen unteren Eingeweidepartien in der Spira und verläuft dann als linke Lungenvene am Mantelrand entlang, aus dessen Schwellnetzen sie zahlreiche kleine Venen empfängt, um schließlich in der Höhe des Pneumostoms in die rechte Lungenvene einzumünden. Aus der Leibeshöhle und dem Fuß wird das Blut durch diese Lungenvenen der Lunge zugeführt. Das System ist bei den Gehäuseschnecken also wesentlich einfacher, aber asymmetrischer als bei den Nacktschnecken, indem es sich auf zwei Hauptvenen beschränkt, die man mit Girod und Creighton auch als Columellar- und Rectalsinus bezeichnen kann.

Mindestens topographisch noch nicht völlig geklärt erscheinen die Bluträume der Leibeshöhle. Am weitesten ist auch hier nebst Creighton Nalepa gekommen, der sich mit den Angaben von Wedl*), Erdl**), Robertson (970), Jourdain (838), Nüßlin (915) u. a. auseinandersetzt. Die Leibeshöhle bildet keinen einheitlichen Blutraum, sondern zerfällt durch Bindegewebsmembranen in größere und kleinere Abschnitte, die durch Öffnungen miteinander kommunizieren. Sie kommen am besten an gequellten und gefrorenen Schnecken auf Durchschnitten zum Vorschein. Manche scheinen auch für sich abgeschlossen, denn sie bleiben gespannt, wenn man die Nachbarräume anschneidet. Ein solcher Blutraum liegt im Kopf, indem eine Bindegewebslamelle vom vorderen Rand der Cerebralganglien nach vorn und oben zum Nacken zieht. Die fingerförmigen Drüsen mit dem Pfeilsack stecken gleichsam in einem Sack. Der Spermoviduct wird von einer enganliegenden Bindegewebshaut überzogen; kleinere Räume springen taschenförmig von der Leibeswand in die Leibeshöhle vor. Im Intestinalsack liegen sie überall zwischen den Organen, größere an der Ursprungsstelle der Lungenvenen am hinteren Nierenrand, sowie längs des Dünndarms. Dagegen fehlt ein Pericardialsinus, wiewohl die Wand des Herzbeutels von einem dichten Gefäßnetz durchzogen ist.

Creighton (746) kommt zu einer etwas abweichenden Darstellung der Bluträume in der Leibeshöhle von *Helix*. Sie soll in zwei Hauptabteilungen zerfallen, eine linke für den Pharynx, die Speicheldrüsen und den Ösophagus und eine rechte für die Genitalorgane. Die letzteren liegen im Gebiet der Arteria uterina, mit Ausnahme des Penis, der seine besondere Arterie hat (s o.). Diese ist bedeutend weiter, als die Art. uterina, welche trotz der Zahl und des Umfangs der von ihr gespeisten Organe auffallend eng bleibt, so daß sie sich nicht von ihren Verzweigungen unterscheidet. Dafür treten gerade in ihrem Gebiet die meisten Mesenterien auf. Der Zwittergang wird von einer elastisch-muskulösen, gefensterten Scheide umfaßt, die sich an beiden Enden an ihm befestigt, so daß die

*) Wedl, Über Capillargefäße von Gastropoden. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien LVIII. 1868.

**) Erdl, Dissertatio inauguralis de Helicis algirae vasis sanguiferis. Monachi 1880.

Aufknäuelung in der Scheide liegt. Eine ähnliche Scheide erhält die Bursa und deren Gang, noch charakterischer dessen langes Divertikel, das sich bei *Helix aspersa* ähnlich aufknäuelt wie der Zwittergang, ein anderes Gebiet umfaßt den oberen Teil des Spermoviducts, ein anderes den unteren nebst Pfeilsack und fingerförmigen Drüsen. Der große Nackensack hat eine sehr dünne, aber feste Mesenchymmembran; vom Nacken zum Schlundring ziehend, hat er je ein besonderes Divertikel für die Ommatophoren, trichterförmige Fortsätze gehen zwischen den Bündeln des Columellarmuskels hindurch in den Fuß, andere überziehen die Fußnerven. Creighton sucht die verschiedenen Mesenterien mit dem Aus- und Einstülpen der Organe in Konnex zu bringen, doch so, daß dem Blut dabei durch die Fenster immer freier Durchtritt bleibt. Creighton gibt zu, daß der Verlauf der Mesenterien individuellen Schwankungen unterliegt.

Der Zusammenhang dieser Bluträume mit den Hauptsinus der Leibeswand wird noch jetzt vielfach falsch dargestellt, insofern die Spalten, die man in der inneren Auskleidung der Leibeswand bemerkt, für die Öffnung ausgibt, durch welche die Flüssigkeit aus der Leibeshöhle in die Körperwände übertreten soll. Sie entstehen indes durch Zerreißen der zarten Mesenterien beim Präparieren. Diese Mesenterien stehen vielmehr mit mit Venenwänden des Hautmuskelschlauches überall in unmittelbarer Verbindung, so daß es sich zunächst noch um Fortsetzung der Venen in die Leibeshöhle handeln soll. Im Vorderkörper gibt allerdings auch Nalepa feine Spaltöffnungen an. Der Übergang von den Arterien bis zu den Räumen der Leibeshöhle ließ sich am besten am Darm verfolgen. Von den Arterien, die am Darm entlang ziehen, biegen feinere Äste senkrecht in die Muscularis und die Darmfalten ab, wo sie sich in ein Capillarnetz auflösen. Das öffnet sich nirgends direkt in die größeren venösen Räume, sondern geht erst in ein dichtes Netz venöser, relativ weiter Spalträume über, welche zugleich die Chylusgefäße der Wirbeltiere repräsentieren. Sie sammeln sich unter dem Darmepithel in etwas weiteren Lacunen, von denen erst wieder kurze Röhren von 0,02—0,04 mm Durchmesser die Muskelschicht durchsetzen, um sich in die großen Bluträume zu öffnen (XXIV, 7).

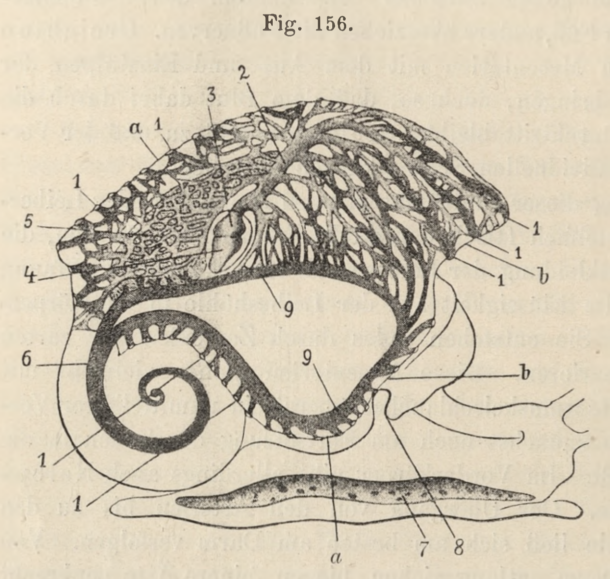
β) Der Lungenkreislauf.

Außer den Venen enthält die Lunge auch arterielle Gefäße zu ihrer eigenen Ernährung, sie stammen aus der linken Mantelrand- und aus der Pericardarterie, rechts anscheinend aus der Arterie des Enddarms.

Für den eigentlichen respiratorischen Kreislauf schalte ich die grobschematische Zeichnung von Howes ein. Da sowohl die zuführenden Gefäße wie die Lungenvenen im allgemeinen eigener Wandungen entbehren, und nur die gröberen Lungenvenen schließlich an der Muskulatur des Atriums teilnehmen (s. o.), sind die Bezeichnungen Vasa afferentia und Vasa efferentia vorzuziehen. Die Vasa afferentia haben ihre breiten

Wurzeln in der Kranzvene und streben, sich immer mehr auflösend, dem Pericard zu, ohne es zu erreichen. Die Vasa efferentia umgekehrt keilen ihre Enden zwischen die Vasa afferentia ein und erreichen, immer stärker werdend und in ein Hauptgefäß gesammelt, den Vorhof. Beide sind durch ein Netz feiner Lacunen verbunden. Beide springen trabeculär vor. Doch liegen sie im allgemeinen nicht direkt unter dem Epithel, sondern sind von ihm durch die capillaren Lacunen getrennt. Daß die Entwicklung des eigentlichen Atemareals namentlich bei den Gehäuseschnecken wechselt, wurde oben besprochen. Wo der Hintergrund der Lungenhöhle am Dach ohne Gefäßnetz bleibt, geht bloß die Pericardialvene herüber, die sich in die Lungenvene ergießt. Wo, wie bei *Helix aspersa*, der Gefäßbaum bis in das Blindende reicht, dienen die Verzweigungen der Pericardialvene, zwischen welche sich vom Circulus venosus Vasa afferentia einkeilen, als Vasa efferentia; sie gruppieren sich mit denen der Lungenvene, die sie an Stärke und Ausdehnung übertreffen können, zu einem System (746).

Fig. 156.



Lunge von *Helix*. Das Lungendach ist dem Rectum und dem vorderen Mantelrande entlang durchschnitten und zurückgeschlagen. Die Lungenvenen sind hell, die zuführenden Gefäße und Sinus dunkel gehalten. *aa*, *bb* zusammengehörige Schnittränder. *1* zuführende Lungengefäße, die ihr Blut aus dem Circulus venosus *9* beziehen. Dieser erhält sein Blut aus den großen Körpersinus, von denen der des Intestinalsacks *6* und der rechte Pedalsinus *7* dargestellt sind. *2* Lungenvene. *3* Vorhof. *4* Herzkammer. *5* Pfortaderkreislauf der Niere. *8* Pneumostom. Schematisch nach Howes.

Die Vasa efferentia auf der Seite der Niere lösen sich erst im Pfortadersystem auf, welches das Nephridium durchsetzt und dann erst sich wieder im Hauptgefäß sammelt. Zum Teil lassen sich die Pfortadern in mancherlei Ausbildung oben und unten oberflächlich auf der Niere verfolgen. Die Niere erhält also als einziges Organ ihr Blut unmittelbar aus der Lunge, ohne daß es vorher das Herz passiert, dem es vielmehr erst nachher zuströmt. Hier werden die alten Angaben von Erman und Milne-Edward durch Nalepa, Anaudrut (660), Deschamps, Girod (782) durchweg bestätigt. Ein Streitpunkt betrifft jedoch die Frage, ob die Niere außer-

dem durch eine Arterie ernährt wird, wie es Milne-Edward behauptete. Girod stellte sich auf seine Seite. Aber Deschamps zeigte, daß die Autoren, welche eine solche Arterie leugnen, wie zuletzt Arnaudrut, im Rechte sind. Das gilt gleichmäßig für *Helix*, *Limax* und *Arion*. Nalepa aber läßt bei *Zonites* das Lungenblut überhaupt nicht in die Niere eintreten, vielmehr den ganzen Nierenkreislauf durch eine Arterie besorgen.

Das Pericard erhält ausschließlich venöses Blut.

Andere Stylommatophoren und Soleoliferen.

Die Verteilung der Lungengefäße ergibt sich im allgemeinen aus den Angaben über die Ausbildung des respiratorischen Areals (s. o.). Besonderheiten über die Versorgung des Nephridiums werden meines Wissens nicht gemeldet. Auffallend ist dagegen die Verschiedenheit der Sinus im Fuß bei manchen Gattungen. So hat *Paralimax* nach Täuber statt der gewöhnlichen paarigen Räume nur einen unpaaren unter der Fußdrüse, ebenso *Daudebardia* nach Plate, während die als nahe Verwandte betrachteten Testacellen die normale Duplizität zeigen.

Hier ist wohl aufmerksam zu machen auf die eigentümliche Zickzacklinie, die bei manchen Aulacopoden, am besten etwa bei *Amalia*, in der Mitte des Fußes von vorn nach hinten entlang zieht. Ich fand sie am deutlichsten, wenn ich die Schnecke von links her operiert hatte, um die linken Fußnerven zu durchschneiden. Der einseitige Eingriff veranlaßt wohl eine verschiedene Schwellung der beiden Fußhälften, und man hat den Eindruck, als ob ein feines Septum den Fuß der Länge nach halbieren müßte und nun abwechselnd in seinen Teilen nach rechts und links ausgebaucht würde. Querschnitte haben es bis jetzt nicht nachweisen lassen. *Vaginula* zeigt bisweilen in der Medianlinie der Sohle eine feine, dunkel durchscheinende Linie, die kaum auf die Fußdrüse bezogen werden kann. Der Zusammenhang bleibt noch aufzuklären.

Die Janelliden.

Die große Verschiedenheit des Lungenkreislaufs ist früher geschildert (s. o.). Statt der einzelnen Venen dient der Rückensinus. Wie es scheint, bezieht auch die Niere mit dem komplizierten Ureter ihr Blut unmittelbar aus ihm. Nähere Angaben fehlen.

Vaginula.

Das venöse Blut sammelt sich in zwei großen Sinus, die der Hauptsache nach dem Hyponotum angehören. Sie liegen an der Grenze des Fußes, dessen Schwellgewebe sie zugleich regeln. Keller läßt den rechten als eine besondere Vene das Blut von dem als Lunge geltenden Endabschnitt der Niere zum hinteren Zipfel des Atriums geleiten. Mir scheint aber, daß außerdem rechts ein weiter Sinus, dem linken entsprechend, nur noch weiter, zwischen dem Herzbeutel und der Niere auf der einen Seite und

der muskulösen Auskleidung der Leibeshöhle sich ausspannt. Der linke tritt in der Höhe des Herzens durch das Notum nach rechts herüber und mündet in den vorderen Zipfel des Vorhofs. In dem seitlichen Sinus fand ich Sphinkter, die ihm ein rosenkranzförmiges Ansehen geben und geeignet erscheinen, die Soleolae zu schwellen. Bei großen Formen springen sie am linken Sinus als grobe Septen vor, die etwa im Abstande von vier Soleolae aufeinander folgen mögen. P. und F. Sarasin zeigten, daß die Sphinkterbildung eine allgemeine Erscheinung ist an den Sinus des Notums. Der ganze Rücken ist wie ein Schwamm von Gefäßen durchzogen. Die Sphinkter trifft man in ganz verschiedenen Kontraktionszuständen, geschlossen, halb oder ganz geöffnet. Keller meint, daß sie den Blutlauf zu regeln haben nach Art der Venenklappen bei Wirbeltieren. Näher liegt es wohl, in der Sondererwerbung eine Einrichtung zu erblicken, die mit der Sonderanpassung der Familie zusammenhängt, d. h. mit der Hautatmung. Die Sphinkter scheinen wie geschaffen, das Blut nach Bedarf gegen das Epithel zu drängen.

Die Oncidiiden.

Da Plate sich in bezug auf das venöse System auf Joyeux-Laffuie beruft, so sind wir auf dessen Beschreibung an *Oncidiella celtica* angewiesen, trotzdem sie zu manchen Bedenken Anlaß gibt. Der Hauptblutraum ist die Leibeshöhle, die durch ein vielfach durchbrochenes Septum in eine kleine vordere und größere hintere Abteilung unvollkommen geschieden ist. Die vordere umfaßt Kopf, Pharynx, Speicheldrüsen. Die Leibeshöhle erhält zunächst ihr Blut aus den Arterien oder Capillaren der Eingeweide. Sie steht durch drei Reihen von Querspalten mit drei Sinus in Verbindung, einem medianen in der Sohle, dicht an deren innerer Oberfläche, und zwei seitlichen, die unmittelbar über der Fußfurche liegen und schon dem Mantel angehören. Anfangs parallel, verbinden sich die drei Sinus am Hinterende beim Eintritt des Rectums. Der mittlere Sinus liefert das Schwellgewebe der Sohle, die seitlichen die engeren gefäßartigen Räume des Mantels. Joyeux-Laffuie nimmt an, daß die Schwellung der Sohle nicht von der Arteria pedalis ausgeht sondern von der Leibeshöhle, in welche das Blut bei Kontraktion und Ruhe durch die Spalten sich ergießen soll, um beim Übergang zur Locomotion auf demselben Wege in umgekehrter Richtung das Schwellgewebe wieder zu füllen. Das erstere würde den normalen Verhältnissen entsprechen, das zweite im Gegensatz dazu stehen, wie überhaupt die freien Spalten ohne Übergangsgefäße zu Nalepas Darstellung (s. o.) keineswegs passen. Im Mantel erhalten besonders die kontraktilen Rückenpapillen ein reiches subcutanes Lacunennetz, was sie zur Atmung geschickt macht; durch einen zu- und abführenden Gefäßraum steht es mit den tieferen Sinus des Mantels in Verbindung. Rechts und links entwickelt sich aus ihnen je ein Gefäß, das zum Atrium des Herzens führt, rechts direkt,

während das linke erst noch durch eine Pfortaderbildung die Niere speist. Dabei ist freilich zu bedenken, daß Joyeux-Laffuie zwischen Niere und Lunge nicht unterscheidet. Hier klafft eine Lücke in unseren Kenntnissen.

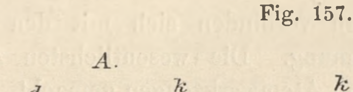
4. Bemerkungen über die Zirkulationsorgane der Basommatophoren.

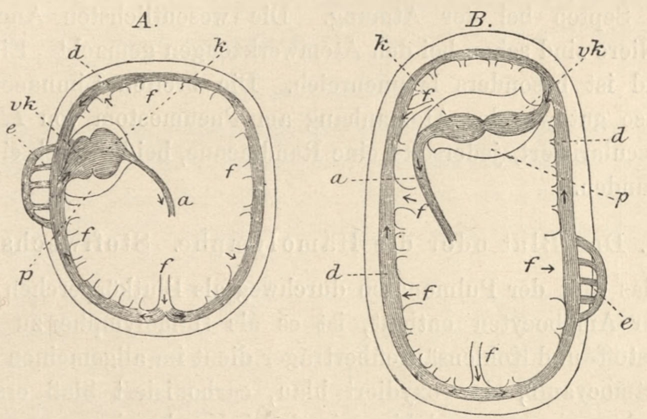
Leider fehlen uns Nachrichten über den Aortenverlauf von Chiline. Sie wären von besonderem Werte, weil die längere Visceralcommissur nicht mit den Pedalganglion den engen Ring bildet für den Durchtritt des Hauptgefäßes. Und so kennen wir im allgemeinen nur einen ähnlichen Arterienverlauf wie bei den Landschnecken, dazu aber eine mit abnehmender Größe einhergehende Vereinfachung bei den

Ancyliden.

Sharp, André und Pelseneer haben sie besonders untersucht. Das Herz liegt bei *Ancylus fluviatilis* (Textfig. 157 *A*), wie zu erwarten, neben

Fig. 157.





Kreislauf von *A. Ancylus fluviatilis.* *B. A. lacustris.* *a* Aorta. *d* Sinus des Mantelrandes. *e* Lappen des Mantelrandes. *f* Venöse Sinus. *k* Kammer. *p* Pericard. *vk* Vorkammer. Frei nach André.

dem als Kieme dienenden Lappen, bei *A. lacustris* aber (*B*) weit davor, zudem erstreckt es sich bei ihm sehr viel weiter nach der anderen Körperseite hinüber. Entsprechend bei *Gundlachia.* Das Atrium kommuniziert frei mit dem Sinus, der rings unregelmäßig im Mantetrand verläuft und die Lacunen des Kiemenanhangs mit aufnimmt. Daneben tritt die Nierenvene in den Vorhof. Die Aorta gabelt sich nach einer längeren einfachen Strecke, und dann hört sie plötzlich auf, so daß beide Äste ihr Blut frei in die Leibeshöhle ergießen. Hier sollen die Eingeweide also wirklich frei in einem Sinus liegen. Aus ihm verläuft das Blut entweder

in die Lacunen des Fußes und von da in den Circulus venosus des Mantelrandes oder gleich wieder in den letzteren durch allerlei unregelmäßige und unregelmäßig verteilte Öffnungen, von denen nur die mediale am Hinterende sich durch ihre Konstanz auszeichnet (Textfig. 157 *A* und *Bf*). Das auffallende Ergebnis konnte André freilich bei der Zartheit des Herzens nicht durch Injektion, sondern durch Schnitte und Betrachtung durchscheinender jüngerer Tiere gewinnen. Vielleicht beruht die Vereinfachung, die fast an die Verhältnisse der Aplacophoren erinnert, auf Reduktion von irgend einem größeren Vorläufer aus.

Bei *Planorbis* ist der Ventrikel wunderlich von Pigment durchsetzt, so daß er bei *Pl. vortex* nach Buchner tief schwarz nach außen durchscheint. Dieselbe Schnecke gab Anlaß zu gelegentlichen Beobachtungen einzelner Arterien. Denn da diese vielfach auch schwarzes Pigment in ihren Wänden haben, fallen sie mehr ins Auge, z. B. ein dichtes Gefäßnetz auf der erweiterten Eileiterdrüse (Creighton).

Über die Mesenterien der Basommatophoren und ihre mit dem Fehlen der Einstülpbarkeit vermutlich parallel gehende Reduktion fehlen einschlägige Untersuchungen.

Die meisten Abweichungen verbinden sich mit den venösen oder lacunären Septen bei der Atmung. Die wesentlichsten Angaben auch über die Niere sind schon bei den Atemwerkzeugen gemacht. Ein atmender Mantelrand ist besonders lacunenreich. Die breiten Limnaeenfühler erscheinen, so gut wie der Atemanhang am Pneumostom von *Planorbis*, als Kieme vascularisiert, jederseits eine Randlacune, beide durch ein Lacunennetz verbunden.

5. Das Blut oder die Hämolymphe. Stoffwechsel.

Da das Blut der Pulmonaten durchweg als Blutkörperchen nur Leucocyten oder Amöbocyten enthält, ist es als Hämolymphe zu bezeichnen. Als Sauerstoff- und Kohlensäureüberträger dient im allgemeinen das kupferhaltige Hämocyanin, das oxydiert blau, carbonisiert blaß erscheint, bei den Planorben aber Hämoglobin, wie durch Krukenberg u. a. festgestellt wurde. Nach den älteren Angaben (s. Kefersteins Bearbeitung) enthält die Trockensubstanz des Blutes der Weinbergschnecke, die ja auch hier zumeist zur Untersuchung diente, 2,57 $^0/_0$ Kupfer. Dazu kommt reichlich Kalk; nach einer Analyse von Ficinus gaben 3,45 g Helixblut 0,12 Trockensubstanz mit 0,0148 g Ca.

Von neuen Angaben etwa die folgenden:

Couvreur (745) untersucht Helixblut während der Winterruhe oder nach dem Erwachen, doch vor Nahrungsaufnahme, — ein Tier gibt nach Phisalix 2—4 ccm — auf verschiedene Eigenschaften (729). Es gerinnt nicht, weil es kein Fibrinogen enthält — ja nach Camus hält es die Koagulation von Wirbeltierblut auf (723). Es enthält reichlich Harnsäure oder deren Zersetzungsprodukte, und zwar im Winter über 3 g $^0/_{00}$

nachher fast 2 $^0/_{00}$. Zucker fehlt. An Albuminen enthält es ein Serumglobulin und ein Serumalbumin. Die blaue Substanz, die man dem Hämocyanin von Octopus und vom Hummer verglichen hat, ist ein kupferhaltiges Albuminoid. Das Blau schwindet bei Reduktion, es kehrt an der Luft wieder, und zwar führt Phisalix den Nachweis, daß im Blut selbst reduzierende Substanzen enthalten sind. Der Harnsäuregehalt erklärt wohl die mannichfache Ablagerung im Integument, die bei den Excreten erwähnt wurde. Sie scheint u. a. im Überzug des Intestinalsacks von Ostracolethe stark ausgeprägt.

Bei *Planorbis* hat man es nach Dhéré mit echtem Hämoglobin zu tun, nach allen Reaktionen, Krystallbildungen usw. 100 ccm Planorbisblut mögen etwa $1^1/_2$ g Hämoglobin enthalten. Unter der Annahme der Physiologen, daß 1 g Hämoglobin 34 ccm Sauerstoff zu binden vermag, läßt sich die Leistungsfähigkeit leicht berechnen, vorausgesetzt, daß man die Blutmenge eines Planorbis kennt (765).

Krukenberg bemerkte schon früher, daß der Hämoglobingehalt des Planorbisblutes individuellen Schwankungen unterliegt, ohne jemals die Intensität von Wirbeltierblut zu erreichen. Das Hämoglobin ist der einzige Eiweißkörper dieses Blutes. Auffallend ist der Umstand, daß es bei 60° gerinnt, während die Koagulation des hämocyanhaltigen Blutes sowohl von Land- wie Wasserschnecken erst bei ca. 20° höherer Wärme eintritt.

Blutzellen.

Die Amöbocyten von 0,012 mm Durchmesser gehen aus runden Zellen hervor, teilen sich im Blute selbst auf verschiedene Weise und haben sowohl phagocytäre als gewebsbildende Aufgaben, letzteres bei regenerativen Prozessen. Angaben darüber s. o. S. 411 und 412 nach Krahelska.

Blutdrüse.

Cuénot vermutete eine Blutdrüse als Ort der Blutzellenerneuerung in den Wänden der Atemgefäße. Aber Deschamps zeigte, daß der weißliche Rand, der sie vortäuscht, nur auf den vor der Injektionsmasse ausgewichenen Amöbocyten beruht; und Cuénot sah später, daß die Teilung im Blute selbst erfolgt, daher ein localisiertes Organ für diesen Zweck überflüssig erscheint.

Symbiontische Algen.

Eigentümlich ist ein Befund Pelseneers bei *Gadinia*. Er sah im Blute kleine gelbe Zellen, die er für symbiontische Algen oder Zooxanthellen hält. Das wäre eine Neuerwerbung im Meere, die bisher innerhalb der Ordnung vereinzelt dasteht.

Stoffwechselprodukte.

Das Kapitel berührt sich mit der S. 416 wiedergegebenen, besonders von Cuénot vertretenen Auffassung, wonach die plasmatischen Bindegewebszellen unter den Gesichtspunkt der Excretionsorgane fallen.

Es versteht sich von selbst, daß mit den vorhin angeführten Tatsachen die Aufgabe und Zusammensetzung des Blutes nicht erschöpft sein kann. Vielmehr wird es, wie überall, die Aufgabe eines komplizierten stofflichen Austausches zu erfüllen haben. Der Kalk für das Schalenwachstum und die Bildung des Liebespfeils wird nur zu bestimmten Zeiten dem Blute entnommen, wo er wahrscheinlich als Albuminat vorhanden ist, wie bei der Schalenbildung, gegenüber dem Calciumphosphat in der Leber und dem Carbonat in der Schale und den Gefäßwänden, oder im Schleim, den *Agriolimax agrestis* ausscheidet gegenüber dem kalkfreien Schleim von *Agr. laevis*. Deflandre weist nach, daß auch das Fett in der Leber nur temporär vorkommt (761). Bei *Helix pomatia* findet man es nur im Mai, es schwindet schon im Juni und Juli und fehlt in allen übrigen Zeiten des Jahres, auch im Winter. Es läßt sich nicht durch stärkere Ernährung steigern. Man kann es schon zum Schwinden bringen dadurch, daß man die Schnecke einige Zeit bei $+ 39^0$ hält, also künstlich zu einem Warmblüter macht. Deflandre vermutet, daß das Fett, so gut wie die lecithinartigen Körper, bei der Ausbildung der Geschlechtsprodukte verbraucht wird. Im Fußmuskel, in der Leber und Eisweißdrüse weist Marguerite Bellion (l. c.) Glucose nach, die quantitativ nach ihrem Reduktionsvermögen bestimmt wird. Der Gehalt ist während der Winterruhe größer als während der Tätigkeit, das Maximum liegt am Ende der Ruhe, das Minimum unmittelbar nach den Eintritt der vollen Aktivität.

Besonders ausführlich hat sich Creighton mit dem Glykogen beschäftigt, das, in den großen Bindegewebszellen gehäuft, sich durch die charakteristische weinrote Färbung auf Jodzusatz verrät (746). Die relativ größten Plasmazellen kommen wohl bei *Limnaea* vor. Verfolgen wir zunächst die anatomische Verbreitung, die sich in erster Linie an die Blutgefäße anschließt.

Die Arterien sind rings von einer Scheide von Leydigschen Zellen eingehüllt, bei *Helix* ganz kontinuierlich, bei *Arion* und *Limax* mit einer Unterbrechung beim Durchtritt durch die Spalte zwischen den Pedal- und Visceralganglien, die Muscularis sich herzartig verstärkt (s. o.). An feinen Arterien (XXII, 15) kann die Scheide dieser Zellen, wiewohl sie nur in einer Schicht liegen, das Gefäßlumen um ein Vielfaches übertreffen. Während die Zellen die eigentliche dünne Gefäßwand zur inneren Grenze haben, fehlt ihnen außen eine zusammenfassende Membran. Bei den Basommatophoren ist die Scheide viel schwächer entwickelt als bei den Landformen. Zudem wechselt sie, zum mindesten ihr Glykogengehalt, mit der Jahreszeit (s. u.). Creighton betrachtet den Überzug als ein Analogon der Lymphgefäße in den Arterienwänden der Wirbeltiere.

Für die Resorption des Glykogens scheint es wichtig, daß die Darmfalten unter dem Epithel dicht mit solchen Zellen erfüllt sind, am Anfange des Dünndarms, ebenso die starken Falten und Wülste um die Leberöffnungen.



Erklärung von Tafel XXII.

Pulmonaten: Atemwerkzeuge. Kreislauf.

Fig.

1. Lunge von *Helix hortensis*.
2. Lunge von *Helix aspersa*. *c* Herz. *d* Enddarm. *dh* secundärer Ureter. *dl* Darmfläche der Lunge. *hf* Harnfurche. *ho* Nierenöffnung. *lv* Lungenvene. *nh* primärer Ureter. *nsp* Nierenspitze. *spl* Spindelfläche der Lunge.
3. Lunge von *Pulmobranchia* (*Isidora*) von oben. *I* Atemareal. *II* Niere. *III* Nierenöffnung. *IV* Zuführende, *V* Abführende Nierenvene. *VI* Vorkammer des Herzens. *VII* Pericardialvene.
4. Mantelorgane von *Atopos scutulatus* Sar. *ah* Atemhöhle. *bl* Blindsack der Atemhöhle. *d* Enddarm. *n* Niere. *p* Pericard. *ur* Ureter. *urbl* Ureterblindsack. *urd* Ureterdrüse.

5 und 6. *Vaginula Hedleyi* Srth.

5. Querschnitt durch das Perinotum mit den (Atmen-)Röhren. *n* Niere.
6. Aus den tieferen Lagen eines solchen Querschnitts, stärker vergr. *l* Längsmuskelbündel.

7 und 8. *Vaginula djiloloensis* Srth. *sph* Sphinkter.

7. Längsschnitt durch einen Rückensinus.
8. Querschnitt durch einen Sphinkter.

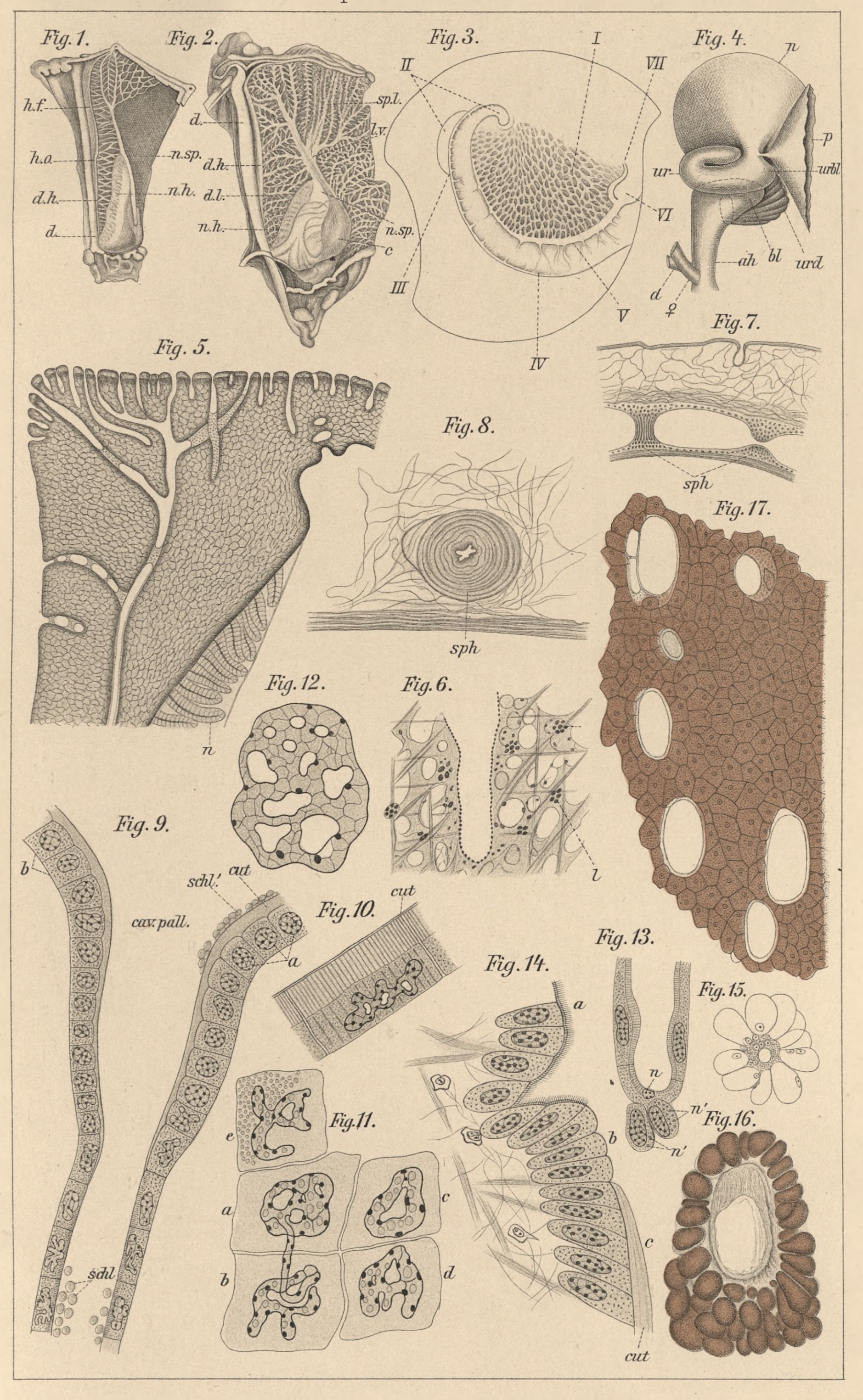
9—12. *Janella Schauinslandi* Plate. Atemröhren und Schleimdrüsen der Lunge.

9. Ursprung der Atemröhren (Schleimdrüsen) aus der Mantelhöhle (cav. pall.). *a*, *b*, *c* Epithel des Bodens der Mantelhöhle. *cut* Cuticula. *schl*, *schl'* Secrettropfen.
10. Atemröhre im Querschnitt.
11. Fünf Zellen aus der Schleimdrüse. Das Plasma von *a* und *b* hat sich teilweise durchgeschnürt, die Kerne hängen noch zusammen. *c* und *d* nach vollendeter Amitose.
12. Scheibenförmiger durchlöcherter Kern einer Drüsenzelle.
13. Schleimdrüse von *Aneitella Berghi* Plate. Mit zwei normalen Kernen und einem zerbröckelten, der von zwei Blutzellen zerstört wird.
14. Epithel der Mantelhöhle von *Janella Schauinslandi* Plate. Übergang des dorsalen Epithels *a* in das seitliche *c*.
15. Querschnitt durch eine feine Leberarterie von *Helix virgata*.

16 und 17. *Helix nemoralis*. Die Glykogenzellen sind durch Jod gefärbt.

16. Querschnitt durch eine Leberarterie.
17. Gefensterte Mesenterialmembran.

Fig. 1 und 2 nach Semper. 3 nach Pelseneer. 4, 7, 8 nach P. und Fr. Sarasin. 5 und 6 nach Simroth. 9—14 nach Plate. 15—17 nach Creighton.



C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Erklärung von Tafel XXIII.

Pulmonaten: Atemwerkzeuge von Nacktschnecken.

Fig.

1 und 2. *Philomycus.* Pallialorgane. Eine südostasiatische Spezies, deren Pericard noch nicht ganz von der Niere umwachsen ist.

1. Lunge von oben.
2. Lunge von unten.
3. Lunge von *Oopelta.*
4. Lunge von *Parmacella Olivieri.* Aus dem Schwammgerüst neben dem Pneumostom ist ein Teil herausgerissen, um die Struktur auch der tiefer liegenden Teile klarzulegen. Der Ureter ist der Länge nach geöffnet.
5. Pallialorgane von *Parmacellilla.*
6. Pallialorgane von *Urocyclus longicauda* (= *Elisa bella* Heyn.). Der Boden der Niere ist abgetragen.
7. Pallialorgane von *Limax Ananowi.*
8. Pallialorgane von *Gigantomilax Kollyi* Ret.
9. Lungengefäße von *Monochroma brunneum.*

Gemeinsame Bezeichnungen: *ao* Aorta. *at* Herzvorkammer. d_4, d_6 Enddarm. *di* Diaphragma. *hk* Herzkammer. *hvk* Herzvorkammer. *n* Niere. *np* Nierenporus. *os* Osphradium. *p* Pericard. *pn* Pneumostom. *re.p* Renopericardialgang. *u* Ureter. *v* Herzkammer.

Fig. 1 und 2 original. 3—9 nach Simroth.

Fig. 1.
pn
v
n
di

Fig. 2.
pn
di
d4
n
ao

Fig. 8.
hvk
hk
pe
pn
n
di
u
d6
di

Fig. 7.
u
hvk
hk
pn
n
u

Fig. 6.
at
pn
v
d4
u
n

Fig. 4.
os
os
at
v
rep
n
d4
u
c

Fig. 3.
l
np
d4
sl

Fig. 5.
at
v
n
u

Fig. 9.
u
pn
d6

C.F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



Metzger & Wittig, Leipzig.